Excellence scientifique • Protection et conservation des ressources • Bénéfices aux Canadiens
Scientific Excellence • Resource Protection & Conservation • Benefits for Canadians

Effets des facteurs biotiques et abiotiques sur la structure et les relations trophiques des communautés planctoniques et benthiques: revue des hypothèses.

G.Pope, M.-C.Tarissants, J.-J.Frenette, G.Verreault, et J.-L.Desgranges

Direction des Sciences biologiques
Ministère des Pêches et des Océans
Institut Maurice-Lamontagne
C.P.1000, Mont-Joli Québec G5H 3Z4

JUIN 1989

Rapport technique canadien des sciences halieutiques et aquatiques
No. 1687

Pêches et Océans Fisheries and Oceans

Canada

Rapport technique canadien des sciences halieutiques et aquatiques

Les rapports techniques contiennent des renseignements scientifiques et techniques qui constituent une contribution aux connaissances actuelles, mais qui ne sont pas normalement appropriés pour la publication dans un journal scientifique. Les rapports techniques sont destinés essentiellement à un public international et ils sont distribués à cet échelon. Il n'y a aucune restriction quant au sujet; de fait, la série reflète la vaste gamme des intérêts et des politiques du ministère des Pêches et des Océans, c'est-à-dire les sciences halieutiques et aquatiques.

Les rapports techniques peuvent être cités comme des publications complètes. Le titre exact paraît au-dessus du résumé de chaque rapport. Les rapports techniques sont résumés dans la revue *Résumés des sciences aquatiques et halieutiques*, et ils sont classés dans l'index annual des publications scientifiques et techniques du Ministère.

Les numéros 1 à 456 de cette série ont été publiés à titre de rapports techniques de l'Office des recherches sur les pêcheries du Canada. Les numéros 457 à 714 sont parus à titre de rapports techniques de la Direction générale de la recherche et du développement, Service des pêches et de la mer, ministère de l'Environnement. Les numéros 715 à 924 ont été publiés à titre de rapports techniques du Service des pêches et de la mer, ministère des Pêches et de l'Environnement. Le nom actuel de la série a été établi lors de la parution du numéro 925.

Les rapports techniques sont produits à l'échelon régional, mais numérotés à l'échelon national. Les demandes de rapports seront satisfaites par l'établissement auteur dont le nom figure sur la couverture et la page du titre. Les rapports épuisés seront fournis contre rétribution par des agents commerciaux.

Canadian Technical Report of Fisheries and Aquatic Sciences

Technical reports contain scientific and technical information that contributes to existing knowledge but which is not normally appropriate for primary literature. Technical reports are directed primarily toward a worldwide audience and have an international distribution. No restriction is placed on subject matter and the series reflects the broad interests and policies of the Department of Fisheries and Oceans, namely, fisheries and aquatic sciences.

Technical reports may be cited as full publications. The correct citation appears above the abstract of each report. Each report is abstracted in *Aquatic Sciences and Fisheries Abstracts* and indexed in the Department's annual index to scientific and technical publications.

Numbers 1–456 in this series were issued as Technical Reports of the Fisheries Research Board of Canada. Numbers 457–714 were issued as Department of the Environment, Fisheries and Marine Service, Research and Development Directorate Technical Reports. Numbers 715–924 were issued as Department of Fisheries and the Environment, Fisheries and Marine Service Technical Reports. The current series name was changed with report number 925.

Technical reports are produced regionally but are numbered nationally. Requests for individual reports will be filled by the issuing establishment listed on the front cover and title page. Out-of-stock reports will be supplied for a fee by commercial agents.

Rapport technique canadien des
sciences halieutiques et aquatiques
No 1687

Juin 1989

Effets des facteurs biotiques et abiotiques sur la structure et les relations trophiques des communautés planctoniques et benthiques: revue des hypothèses

G. Pope[1], M.-C. Tarissants[2], J.-J. Frenette[3]
G. Verreault[4] et J.-L. Desgranges[5]

Direction des Sciences biologiques
Ministère des Pêches et des Océans
Institut Maurice-Lamontagne
C.P. 1000
Mont-Joli (Québec)
G5H 3Z4

---

[1] Environmental Consultants, 2757 Battleford Rd, Apt. 12-33, Missisauga, Ont., L5N 3A8
[2] I.E.C. Beak, 3333, boul. Cavendish, Bureau 400, Montréal, Québec, H4B 2M5
[3] Biologiste-consultant, 270, Crémazie ouest, app. 2, Québec, Québec, G1R 1X9
[4] LAPEL Groupe Conseil, 1400, St-Jean-Baptiste, suite 202, Québec, Québec, G2E 5B7
[5] Service Canadien de la Faune, 1141, Route de l'Église, Sainte-Foy, Québec, G1V 4H5

89-05198/

Ministère des Approvisionnements et Services Canada 1989
No de catalogue Fs 97-6/1687F ISSN 0706-6570

On devra référer comme suit à cette publication:

Pope, G., M.-C. Tarissants, J.-J. Frenette, G. Verreault et J.-L. Desgranges, 1989. Effets des facteurs biotiques et abiotiques sur la structure et les relations trophiques des communautés planctoniques et benthiques: revue des hypothèses. Rapp. tech. can. sci. halieut. aquat. 1687: viii + 59 p.

TABLE DES MATIERES

Page

LISTE DES TABLEAUX v

LISTE DES FIGURES vi

RÉSUMÉ vii

ABSTRACT vii

PRÉFACE viii

INTRODUCTION 1

STRUCTURE DE LA COMMUNAUTÉ PLANCTONIQUE ET MODELES TROPHIQUES 2

INFLUENCE DES FACTEURS BIOTIQUES SUR LA STRUCTURE DES COMMUNAUTÉS PLANCTONIQUES: HYPOTHESES INITIALES 2

MODELES TROPHIQUES RÉCENTS 5

Modèles de prédation de Zaret (1980) et structure de la communauté planctonique 5

Prédateurs limités par la taille des proies et le diamètre de l'ouverture buccale 5

Modèles de communauté de Zaret (1980) 6

Partage des ressources 7

Cycle de développement 9

Rôle écologique des rotifères au sein des communautés 11

PLANCTIVORES POTENTIELS DANS LES LACS DU QUÉBEC 12

POISSONS 12

AMPHIBIENS 15

INVERTÉBRÉS 15

Larves de Chaoborus 15

TABLE DES MATIERES (suite)

Page

Autres invertébrés prédateurs 17

IMPACT DE LA PRÉDATION PAR LES POISSONS SUR LA STRUCTURE DES COMMUNAUTÉS BENTHIQUES ET BENTHIVORES 19

FACTEURS PHYSICO-CHIMIQUES POUR INFLUENCER LA STRUCTURE DE LA COMMUNAUTÉ PLANCTONIQUE 22

ACIDIFICATION 22

Effets de l'acidification sur la structure de la communauté macrozooplanctonique.. 22

Effets de l'acidité sur le nombre d'espèces zooplanctoniques 23
Espèces zooplanctoniques non tolérantes à l'acidité 25
Espèces zooplanctoniques tolérantes à l'acidité 26

Effets de l'acidification sur les larves de *Chaoborus* 27
Effets de l'acidification sur les rotifères 28
Effets de l'acidification sur le phytoplancton 28
Effets de l'acidification sur le benthos 32

Effets de l'acidité sur les mollusques 34
Effet de l'acidité sur les insectes 35
Effet de l'acidité sur les oligochètes 40
Effet de l'acidité sur les crustacés et autres invertébrés benthiques 40

ISOLEMENT BIOGÉOGRAPHIQUE 42

ANOXIE HIVERNALE 44

IMPACT DES FACTEURS BIOTIQUES ET ABIOTIQUES SUR LA STRUCTURE ET LES RELATIONS TROPHIQUES DES COMMUNAUTÉS PLANCTONIQUES ET BENTHIQUES: RÉTROSPECTIVE 45

ACIDIFICATION DES LACS 45

ISOLEMENT BIOGÉOGRAPHIQUE 48

ANOXIE HIVERNALE 49

REMERCIEMENTS 49

RÉFÉRENCES 50

LISTE DES TABLEAUX

Tableau		Page
1	Modèles de communauté de Zaret	8
2	Classification par taille des crustacés zooplanctoniques selon Sprules (1980)	10
3	Sommaire des effets de l'acidité sur les insectes	36
4	Sommaire des effets de l'acidité sur les crustacés	43
5	Variation de la dominance dans la communauté zooplanctonique selon l'acidification des lacs	47

LISTE DES FIGURES

Figure		Page
1	Impact de l'acidification d'un lac sur la structure de communauté des copépodes	29
2	Impact de l'acidification d'un lac sur la structure de communauté des cladocères	30

RÉSUMÉ

Pope, G., M.-C. Tarissants, J.-J. Frenette, G. Verreault et J.-L. Desgranges. 1989. Effets des facteurs biotiques et abiotiques sur la structure et les relations trophiques des communautés planctoniques et benthiques: revue des hypothèses. Rapp. tech. can. sci. halieut. aquat. 1687: viii + 59 p.

Les modèles trophiques, décrivant les effets de la prédation et de la compétition sur la structure des communautés, sont passés en revue. Les anciens modèles insistaient sur les facteurs biotiques pour interpréter la structure des communautés alors que les modèles récents concèdent que les facteurs physico-chimiques peuvent modifier la structure des communautés. Dans les lacs du Québec, l'acidification, l'isolement biogéographique et l'anoxie hivernale sont trois facteurs qui réduisent la diversité et l'abondance des poissons, entraînant une réduction de la prédation sur les niveaux trophiques sous-jacents. Des chercheurs européens ont avancé l'hypothèse que plusieurs des changements dans les communautés planctoniques et benthiques résultant de l'acidification, sont ceux qui surviendraient naturellement dans les lacs où la prédation par les poissons est affectée. Une revue des effets de l'acidification sur les niveaux trophiques inférieurs dans les lacs d'Amérique du Nord ne permet pas d'expliquer la séquence des changements à l'intérieur de ces niveaux trophiques, à partir des modèles trophiques courants. En particulier, les modèles trophiques prédisent la dominance des herbivores zooplanctoniques de grande taille dans les lacs où la prédation par le poisson est faible, alors que dans les lacs d'Amérique du Nord, le zooplancton des lacs acidifiés est habituellement constitué des espèces de faible taille. Le modèle de Lynch prédit cette deuxième réponse, si l'acidification entraîne une réduction de la productivité en phytoplancton. Toutefois, les résultats de l'inventaire ne montrent pas d'impact de l'acidification sur la productivité.

ABSTRACT

Pope, G., M.-C. Tarissants, J.-J. Frenette, G. Verreault et J.-L. Desgranges. 1989. Effets des facteurs biotiques et abiotiques sur la structure et les relations trophiques des communautés planctoniques et benthiques: revue des hypothèses. Rapp. tech. can. sci. halieut. aquat. 1687: viii + 59 p.

Trophic models describing the effects of predation and competition on zooplankton and benthic community structures are reviewed. Older models emphasized the influence of biotic factors to explain community composition whereas more recent models concede that physical-chemical factors can modify community structure. Acidification, biogeographic isolation and winter anoxia are three environmental factors that reduce the species diversity and total abundance of fish and the resulting predation pressure on lower trophic levels in Quebec lakes. European investigators have hypothesized that many of the changes in plankton and benthic communities resulting from acidification would naturally occur in lakes with altered fish predation. The effects of acidification on lower trophic levels in North American lakes are reviewed and it is concluded that the sequence of changes in the lower trophic levels are difficult to explain using current trophic models. In particular, trophic models predict the dominance of large herbivores in the zooplankton of lakes with low fish predation, whereas in North America, the zooplankton of acidified lakes is usually dominated by small herbivores. Lynch's model predicts the latter response if acidification leads to a reduction of phytoplankton productivity. However, survey results are equivocal as to the effect of acidification on productivity.

PRÉFACE

Le ministère des Pêches et des Océans, Division de l'habitat du poisson de la Direction des Sciences biologiques, poursuit, depuis 1981, un programme spécial de recherche sur les effets des précipitations acides sur les milieux aquatiques au Québec. Ce document fait état des résultats de travaux effectués par la firme I.E.C. Beak. Le projet était sous la responsabilité de M. Greg Pope. M. Ghislain Verreault de la firme Lapel Groupe Conseil et M. Jean-Jacques Frenette, consultant, ont également collaboré à la préparation de ce document. M.M. Jean-Luc Desgranges, du Service canadien de la faune, Claude Langlois (maintenant à Environnement Canada) et Gordon Walsh, du ministère des Pêches et des Océans, ont agi à titre de délégués scientifiques.

INTRODUCTION

Jusqu'en 1960, l'influence de la prédation des poissons sur les communautés de niveaux trophiques inférieurs était considérée comme négligeable par la plupart des limnologistes. Pennak (1946) écrivait: "la fraction planctonique pouvant être assimilée par les poissons de petite taille constitue un problème dont nous ne connaissons presque rien. Il est donc possible qu'une fraction très petite, sinon peu importante, soit habituellement perdue de cette façon" (traduit). Welch (1952) ajoutait: "alors que diverses relations réciproques sont établies au niveau du plancton et des animaux non planctoniques, il y a lieu de penser que même si l'on retire les animaux non planctoniques d'un lac, le plancton, malgré quelques modifications mineures, pourra continuer à exister" (traduit). À l'époque, les différences observées dans la composition spécifique du zooplancton étaient plutôt reliées dans l'ensemble aux paramètres physico-chimiques (Pennak, 1946; Ruttner, 1952). Or, à l'exception de conditions extrêmes de quelques paramètres physiques ou chimiques, tels que le pH, les matières humiques et les chlorures, les variations observées dans les communautés zooplanctoniques sont le plus souvent rattachées à des différences dans les teneurs en sels minéraux de l'eau.

Cette façon de concevoir l'influence des facteurs biotiques, comme ayant peu d'effet sur les communautés planctoniques, s'est ensuite mise à changer durant les années 60 après la publication des travaux de J. Hrbacek et ses collègues de l'Europe de l'est, de même que ceux de J.L. Brooks et S.I. Dodson en Amérique du Nord. Ces chercheurs constatèrent en effet, que la prédation par les poissons, salamandres et les invertébrés (Chaoboridés) pouvait modifier la composition des communautés zooplanctoniques et influencer la taille des organismes présents. Il y a eu par la suite, plusieurs études qui conduirent à l'élaboration de théories telle la prédation sélective et le rendement-taille (Brooks et Dodson, 1965), la prédation complémentaire (Dodson, 1970) et le prédateur-clé (adapté de Paine (1966) par Kerfoot et DeMott (1980)), ainsi que les modèles (Zaret, 1980; Lynch, 1980) destinés à décrire et expliquer la structure des communautés planctoniques et les interrelations entre les divers niveaux de la chaine trophique.

Ces travaux, ainsi que ceux menés par plusieurs autres chercheurs d'Europe et d'Amérique du Nord, apportèrent un meilleur éclairage de l'activité planctivore et du rôle joué par plusieurs espèces de vertébrés (poissons et amphibiens) et d'invertébrés (insectes, crustacés et rotifères).

Par ailleurs, comme nous l'avons indiqué un peu plus haut, avant les travaux de Hrbacek (1962) et de Brooks et Dodson (1965), les variations observées dans les communautés zooplanctoniques étaient considérées comme d'abord dépendantes des concentrations en nutriments dans l'eau ou contrôlées par des facteurs limites extrêmes (physiques ou chimiques). Les chercheurs, qui se sont par la suite intéressés au rôle ou à la dynamique trophique, continuent aujourd'hui de reconnaitre l'importance des facteurs chimiques et physiques dans l'interprétation de la structure de communauté planctonique. L'acidité constitue un de ces facteurs limites déterminants bien que l'isolement biogéographique et l'anoxie hivernale puissent également modifier la structure de la communauté planctonique dans les lacs acidifiés. En effet, l'isolement biogéographique des lacs de tête du Québec constitue un facteur prépondérant dans la détermination de la composition ichtyologique des lacs. L'anoxie hivernale pourrait, à son tour, avoir un impact considérable sur les communautés biologiques vivant dans les petits lacs peu profonds,

très appréciés de la sauvagine, et particulièrement susceptibles à l'acidification.

La discussion qui suit passe en revue les différentes réponses de la communauté planctonique aux facteurs biotiques et abiotiques mentionnés.

STRUCTURE DE LA COMMUNAUTÉ PLANCTONIQUE ET MODELES TROPHIQUES

INFLUENCE DES FACTEURS BIOTIQUES SUR LA STRUCTURE DES COMMUNAUTÉS PLANCTONIQUES: HYPOTHESES INITIALES

Au début des années 60, Hrbacek (1962) s'est intéressé à l'impact de divers stocks de poissons dans des étangs artificiels et dans les zones tranquilles en bordure du fleuve Elbe; il se rendit compte qu'en laissant augmenter la population des poissons:

- la biomasse zooplanctonique demeurait constante;
- la taille des cladocères les plus abondants diminuait;
- la quantité de nanoseston augmentait.

Hrbacek concluait alors: "les relations biocénotiques prévalant entre le poisson et le plancton sont au moins aussi importantes que les facteurs physiques et chimiques dans l'élaboration des associations planctoniques, en autant cependant que les facteurs physiques et chimiques n'agissent pas comme facteurs limitants lorsqu'ils atteignent des valeurs extrêmes" (traduit).

Au même moment, dans le Connecticut, Brooks et Dodson (1965) étudiaient l'impact de la colonisation de lacs côtiers par un planctivore intensif, le gaspareau (*Alosa pseudoharengus*). Dans ces lacs, les plus grosses espèces planctoniques telles que *Daphnia sp.*, *Epishura sp.*, *Diaptomus minutus* et *Mesocyclops edax* étaient absentes mais remplacées par des espèces plus petites telles que *Bosmina longirostris*, *Cyclops bicuspidatus thomasi* et *Tropocyclops prasinus*. Selon ces auteurs, cette substitution résultait d'une prédation sélective par le gaspareau. Un prédateur sélectif va choisir ses proies en fonction de leur taille, leur abondance, leur comestibilité et leur facilité de capture. La diversité et l'abondance du zooplancton permettront alors aux organismes planctivores de sélectionner leurs proies parmi un certain éventail de taille. Dans des conditions équivalentes, la sélection naturelle tendra à favoriser le planctivore ayant préféré les proies de taille plus grosse à celles plus petites, la dépense d'énergie étant moins grande et le rendement énergétique meilleur.

Par la suite, plusieurs études sont venues renforcer l'hypothèse voulant que la prédation par les poissons soit habituellement sélective, qu'elle atteigne massivement les espèces planctoniques plus grosses ou plus voyantes, pouvant ainsi entraîner des changements dans la composition spécifique du zooplancton. Cette assertion a été vérifiée pour des espèces de poissons rencontrées au Québec comme l'éperlan arc-en-ciel, *Osmerus mordax* (Reif et Tappa, 1966), la truite arc-en-ciel, *Salmo gairdneri*, la perchaude, *Perca fluviatilis*, le tête-de-boule, *Pimephales promelas* (Galbraith, 1967) et le corégone, *Coregonus* sp. (Nilsson et Pejler, 1973). Cependant, la plupart des espèces de poissons d'eau douce ont, dans les faits, un régime alimentaire peu sélectif, n'accordant au zooplancton qu'une importance secondaire. De plus, Dodson (1979) fait référence au remplacement des gros organismes zooplanctoniques par des

espèces de plus petite taille, phénomène qui, selon le schéma établi par Hrbacek, ne pourrait avoir lieu que dans les lacs renfermant des poissons planctivores voraces.

En introduisant ensuite l'hypothèse du rendement-taille (size-efficiency hypothesis) pour expliquer la prédominance d'espèces zooplanctoniques plus grosses dans les lacs sans gaspareaux, Brooks et Dodson (1965) devaient ainsi contribuer à une étape importante de la compréhension des facteurs biotiques pouvant régir la composition planctonique. Ces auteurs établissaient que les organismes zooplanctoniques herbivores sont totalement passifs dans le choix de leurs proies. Les herbivores plus gros sont plus compétitifs à cause de leur plus grande surface filtrante par unité de longueur, ce qui leur permet d'exploiter plus efficacement le phytoplancton de toute catégorie de taille. Brooks et Dodson (1965) se sont également servis de l'hypothèse du rendement-taille pour expliquer les résultats de Hrbacek relatifs au phytoplancton. En effet, là où la prédation zooplanctonique est la plus élevée, la biomasse des algues les plus petites (nanoplancton) sera plus importante à cause de leur utilisation relativement moins efficace par les herbivores planctoniques plus petits; la biomasse des espèces d'algues plus grosses (phytoplancton capturé au filet) sera également plus importante parce qu'elles ne peuvent être consommées par les herbivores plus petits.

Lors des travaux ultérieurs menés en laboratoire, Paffenhöfer (1984) a montré que non seulement la concentration d'algues phytoplanctoniques mais aussi la taille de celles-ci influencent le taux d'assimilation par les copépodes. Ces organismes zooplanctoniques montraient une préférence pour les algues plus grosses (> 10 µm) par rapport à celles de taille intermédiaire ou plus petites (< 6 µm), témoignant ainsi d'une certaine sélectivité dans le choix des proies. Toutefois, ces résultats n'enlèvent pas l'avantage des gros herbivores du point de vue de la compétition interspécifique (rendement-taille).

L'hypothèse du rendement-taille devait ensuite susciter plusieurs réflexions importantes permettant d'alimenter un nouveau courant d'idées quant aux mécanismes sous-jacents à ce phénomène. Plusieurs autres hypothèses ont par la suite été formulées afin d'expliquer l'abondance relative élevée des petits et des gros organismes zooplanctoniques dans les lacs dépourvus de poissons prédateurs intensifs planctivores. Dodson (1970) en vient ensuite à suggérer l'hypothèse de la prédation complémentaire ("complementary predation") établie à partir des effets de prédateurs invertébrés. Cette théorie a été élaborée après avoir étudié plusieurs étangs sans poissons du Colorado parmi lesquels se trouvaient certaines combinaisons de prédateurs vertébrés comme la salamandre, *Ambystoma tigrinum*, et invertébrés tels que le chaoboridé, *Chaoborus americanus*. D'autres lacs soumis à un assèchement hivernal renfermaient un gros copépode prédateur, *Diaptomus shoshone*. Les étangs où l'on retrouvait *Ambystoma* et *Chaoborus* étaient dominés par des espèces planctoniques herbivores plus petites que celles renfermant le copépode prédateur *Diaptomus*. Dodson devait ensuite conclure que les espèces planctoniques herbivores les plus grosses telles que *Daphnia pulex* ont été éliminées par la prédation sélective des salamandres fournissant ainsi aux herbivores plus petits une supériorité compétitive. Bien que les salamandres se nourrissent également de larves de *Chaoborus*, la présence de ces larves dans les étangs à salamandre est favorisée par la petite taille du zooplancton, ce qui constitue pour les larves de *Chaoborus* de ces étangs une diète plus appropriée.

Cette hypothèse fait appel au concept de prédation sélective des prédateurs actifs

(poissons ou salamandres) et des prédateurs chassants à l'affut (invertébrés). Bien que ces deux groupes de prédateurs se nourrissent d'une manière sélective, ils s'attaquent à des proies appartenant à des gammes de taille différentes. De cette façon, chacun des groupes ménage les ressources de l'autre par le jeu d'un équilibre fragile et d'une complémentarité d'actions. Zaret (1980) devait par la suite raffiner le concept de prédateur actif et de chasseur à l'affût en introduisant les notions d'ouverture buccale limite chez le prédateur ("gape limited predator") et de prédation sélective selon la taille ("size selective predation").

Dodson (1970) élargit également le concept de prédateur sélectif de manière à englober, en plus des poissons, les autres vertébrés et invertébrés. Les autres vertébrés impliqués au niveau des changements observés dans la structure de la communauté planctonique comprennent, entre autres, les salamandres (Dodson, 1970; Sprules, 1972) et les oiseaux (Dodson, 1979). Quant aux invertébrés, la liste comprend les insectes du genre *Chaoborus* (Anderson et Roosevelt, 1974; Cooper et Smith, 1982; Von Ende, 1979) et les notonectes (Cooper et Smith, 1982; Scoot et Murdock, 1983), le mysidacé *Mysis relicta* (Nero et Sprules, 1986), l'amphipode *Gammarus lacustris* (Anderson et Roosevelt, 1974) et les copépodes prédateurs *Hesperodiaptomus* (Anderson, 1977, 1980) *Diaptomus shoshone* (Dodson, 1970), *Heterocope septentrionalis* (Herbert et Loaring, 1980; Luecke et O'Brien, 1983), *Cyclops bicuspidatus* (Williamson et Gilbert, 1980), *Mesocyclops edax* (Kerfoot et DeMott, 1984; Williamson et Gilbert, 1980) et le rotifère *Asplanchna girodi* (Williamson et Gilbert, 1980).

Toutefois, les hypothèses de la "prédation complémentaire" tout comme celles du "rendement-taille" proposées par Dodson (1970) impliquaient toujours que le zooplancton de plus grande taille soit plus compétitif que celui de petite taille. Ce genre de condition n'apparait plus dans les modèles conceptuels plus récents. En effet, l'hypothèse du prédateur-clé ("keystone-predator") de Paine (1966), d'abord appliquée aux communautés marines de la zone intertidale, a ensuite été adaptée par Kerfoot et DeMott (1980, 1984) aux communautés planctoniques d'eau douce. Cette version modifiée de l'hypothèse du "prédateur-clé" se définit comme suit:

- "les poissons qui se nourrissent à vue vont exercer une forte prédation aux dépens des prédateurs invertébrés chassant à l'affût et de plus grande taille, et ainsi déterminer de façon indirecte leur abondance et l'effet subséquent de leur prédation" (traduit);

- "la nature sélective des modes de prédation visuelle et à l'affût peut favoriser l'évolution de moyens de défense chez la proie, lesquels, tout en assurant sa survie, diminueront son habileté compétitrice. Cette contre-évolution permet au compétiteur dominant de demeurer le plus susceptible à la prédation, la visibilité, et non la taille en soi, du zooplancton devenant la mesure cruciale de ce qui peut attirer la vue" (traduit).

- la diminution de l'abondance du compétiteur dominant entraîne une augmentation de la diversité en permettant l'introduction d'espèces moins compétitrices dans la communauté d'herbivores. Ces nouvelles espèces, plus petites et moins vulnérables à la prédation à vue, constituent un apport de nourriture pour des invertébrés prédateurs, créant de ce fait une chaîne alimentaire alternative ("alternative food chain").

Ce concept modifié du prédateur-clé et celui des prédateurs ravisseurs et chasseurs à vue fut utilisé par Zaret (1980) en vue d'élaborer un modèle descriptif permettant de prédire la composition du plancton

lorsque l'intensité de l'activité planctivore est connue. Si, inversement, on peut arriver à prédire le degré d'activité planctivore à partir de la structure de communauté planctonique, ces modèles prédictifs se révéleront de précieux outils. Nous discuterons donc, dans la section qui suit, des différents modèles de prédation actuels versus la structure des communautés planctoniques proposée par Zaret (1980).

MODELES TROPHIQUES RECENTS

Modèles de prédation de Zaret (1980) et structure de la communauté planctonique

Le Dr. Thomas Zaret de l'université de Yale est un spécialiste de la question de l'impact de la prédation sur la structure des communautés zooplanctoniques. Il a travaillé avec le Dr. John Brooks qui, avec Dodson (Brooks et Dodson, 1965) a écrit l'article, désormais classique, sur la question des mécanismes par lesquels la prédation modifie les communautés zooplanctoniques. En 1970, Zaret entreprend la revue de toute la littérature publiée sur le sujet, ce qui conduit à la publication en 1980 d'un livre intitulé "Predation and Freshwater Communities". Dans ce livre, Zaret élabore des modèles de communauté qui peuvent être d'un intérêt considérable du fait que:

- connaissant l'intensité de l'activité planctivore et en assumant qu'il n'y a pas de facteurs physiques ou chimiques limitants, ils permettent de prédire la structure des communautés zooplanctoniques;

- connaissant la structure des communautés zooplanctoniques, ils devraient permettre de prédire la structure des communautés de poissons;

- ces modèles ont été élaborés et vérifiés sur des communautés de poissons et de zooplancton du nord-est de l'Amérique du Nord et, par conséquent, applicables au Québec;

- Zaret s'est inspiré notamment des travaux de Pope et Carter (1975) et Pope et al. (1973) lors de l'élaboration de ses modèles. Ces études ont été menées sur le bassin de la rivière Matamek dans la région de Sept-Iles.

<u>Prédateurs limités par la taille des proies et le diamètre de l'ouverture buccale</u>: Zaret a révisé en détail comment la prédation pouvait altérer la structure des communautés planctoniques, mais nous ne présenterons pas ce travail ici. Cependant, pour faciliter la compréhension de ces modèles, il nous apparaît utile de bien faire la distinction entre les deux catégories suivantes de prédateurs:

a) ceux limités par le diamètre de l'ouverture buccale ("Gape-Limited Predator, GLP);

b) ceux limités par la taille des proies ("Size-Dependent Predator", SDP).

Les prédateurs GLP dominent en abondance dans les communautés d'eau douce et l'objectif de la recherche menée dans ce domaine se rapporte à l'influence des GLP sur la structure de la communauté. Le diamètre de l'ouverture buccale détermine la taille limite de la proie complètement avalée. Ceci confère un avantage absolu aux espèces ayant une grande ouverture buccale, puisqu'elles ont accès à une plus large gamme de taille de proies que les espèces de petite ouverture buccale (Lien, 1984).

Les GLP ont aussi une préférence pour certains types de proies, laquelle ira en s'accentuant selon certains aspects

attractifs tels que la taille. Le comportement des GLP est conforme à l'hypothèse de Brooks et Dodson (1965) selon laquelle, dans des conditions comparables, la sélection naturelle aura tendance à favoriser le planctivore qui préfère quelques grosses particules à plusieurs particules de petite taille parce que la dépense d'énergie est moindre et le rendement énergétique meilleur. Les GLP zooplanctivores comprennent: les poissons, les salamandres, les hémiptères appartenant à la famille des notonectes, des bellostomes et des corises et le Phalarope roux (*Phaloropus fulicarius*).

Les prédateurs limités par la taille des proies (SDP) avalent leurs proies par petites bouchées ou en aspirant le contenu. La taille des proies est critique, pas tellement pour l'ingestion mais pour la capture elle-même. Kerfoot (1977) a noté une diminution du nombre d'attaques et de captures par le copépode *Cyclops bicuspidatus* sur le cladocère *Bosmina*. Le même phénomène est décrit par Williamson et Gilbert (1980), la proie étant cette fois-ci le rotifère *Asplanchna girodi*. Ces derniers mentionnent que la taille relative entre les prédateurs explique souvent les différences importantes observées dans le succès de capture des proies. Ceci est vrai autant pour les comparaisons entre des espèces différentes qu'entre des populations différentes, où même les deux sexes d'une même espèce. Les SDP sont tous des invertébrés et ce groupe comprend des prédateurs tels que les calanoïdes et les cyclopoïdes (*Senecella*, *Limnocalanus*, *Espischura* et *Mesocyclops*), les cladocères (*Polyphemus* et *Leptodora*), les chaoboridés (*Chaoborus*), les mysidacés (*Mysis relicta*), quelques gammaridés (*Gammarus lacustris*), les hydracariens, les larves de libellules (*Odonata*) et certains rotifères (*Asplanchna*).

Modèles de communauté de Zaret (1980): Pour le modèle 1 (Tableau 1), la colonne de gauche représente le degré de prédation exercé par un prédateur limité par l'ouverture de la bouche lequel varie de 0 à +6. Zéro représente l'absence complète de GLP (poissons, salamandres ou insectes); le niveau +1 correspond à la prédation exercée par une salamandre ou un poisson planctivore non sélectif, ou par un planctivore moyen ayant un effectif faible; le niveau +2 indique une prédation planctivore modérée; les niveaux +3 et +4 ne sont probablement jamais atteints par les salamandres ou les insectes mais seulement par les poissons planctivores; les niveau +5 et +6 de prédation par les poissons indiquent une prédation intensive, niveaux atteints par les planctivores les plus efficaces seulement ou par une combinaison de plusieurs espèces de poissons.

La colonne du milieu regroupe les espèces de cladocères que l'on devrait trouver dans les lacs et les étangs du nord-est des Etats-Unis à un niveau de GLP indiqué dans la colonne de gauche. Le gros cladocère, *Daphnia pulex*, qui atteint 2 à 2,5 mm à maturité, ne peut survivre que comme cladocère dominant à des niveaux de prédation voisins de 0. A mesure que la pression prédatrice s'accroît, la taille du cladocère dominant diminue jusqu'au niveau +6 et seul *Bosmina longirostris*, à 0,3 mm, est capable de survivre. La colonne de droite indique la réponse en terme de pression prédatrice des copépodes SDP (e.g. *Epischura lacustris*). Ces copépodes prédateurs ont une préférence pour le zooplancton de petite taille mais sont eux-mêmes sujets à la prédation par les GLP. De sorte qu'en l'absence de GLP (niveau GLP, 0), la communauté zooplanctonique ne devrait subir qu'une prédation modérée (niveau SDP, +2) de la part de ses propres prédateurs de plancton. Cette pression prédatrice va augmenter à mesure que la taille des cladocères diminue pour atteindre une taille plus favorable aux SDP. A un niveau GLP, +3, cependant, la pression prédatrice des GLP sur les SDP devient si importante que la population de ces derniers commence à

décliner jusqu'à ce que, au niveau des GLP, +6, la pression des SDP atteigne le stade 0.

Zaret note qu'une véritable communauté planctonique peut, dans le temps et l'espace, osciller entre deux ou trois niveaux. Par exemple, le niveau de prédation peut être beaucoup plus élevé près des rives d'un grand lac qu'au centre ou plus élevé dans les eaux en surface d'un lac profond que dans l'hypolimnion. Le niveau de prédation peut changer également rapidement, par exemple, lorsque l'éclosion d'alevins introduit soudainement un nouveau planctivore.

Le modèle II (Tableau 1) essaie d'intégrer les copépodes herbivores à l'intérieur du schéma. Dès que la pression prédatrice des poissons GLP commence à augmenter, elle s'en prend plus durement aux copépodes herbivores les plus gros et les plus nombreux (ex.: *Diaptomus spatulocrenatus*). Cela a pour effet de réduire la compétition avec les herbivores plus petits, augmentant ainsi leur importance relative à l'intérieur de la communauté. Comme dans le modèle 1, les GLP favorisent au départ les SDP les plus gros en augmentant la proportion des proies les plus petites jusqu'au niveau GLP, +3, les gros herbivores étant devenus si rares que les GLP commencent à s'en prendre aux SDP les plus gros. Par la suite, les plus petits SDP, copépodes et rotifères, commencent à s'accroître, résultat d'une augmentation des proies plus petites, mieux appréciées.

Le modèle III (Tableau 1) incorpore les chaoboridés du genre *Chaoborus*. Zaret considère que:

- les planctivores vont préférer les *Chaoborus* aux cladocères et les cladocères aux copépodes de taille presque égale ou légèrement plus grande;
- les *Chaoborus* vont préférer les copépodes aux cladocères de taille presque identique ou sensiblement plus grande. Au niveau GLP 0, les *Chaoborus* forment la principale composante de la communauté planctonique. La prédation et la compétition qu'ils créent, éliminent les copépodes SDP. À mesure que les GLP augmentent en importance, les *Chaoborus* diminuent et on observe un accroissement de copépodes SDP. Les GLP continuant à augmenter, la prédation passe au niveau +4 délaissant les *Chaoborus* qui deviennent rares, au profit des copépodes SDP entraînant ainsi leur déclin. Habituellement, les cladocères dans le modèle III réagissent d'une manière similaire à ceux du modèle I, sauf que la suppression des copépodes SDP par les *Chaoborus* relâche quelque peu la pression sélective aux deux premiers niveaux. Ces populations de copépodes n'atteignent jamais des niveaux de densité comparables à ceux retrouvés dans les lacs dépourvus de *Chaoborus*.

<u>Partage des ressources</u>

Dans les modèles discutés jusqu'à maintenant, les herbivores zooplanctoniques sont généralement non sélectifs lorsqu'ils s'alimentent de phytoplancton, de déchets ou de bactéries et qu'en l'absence de prédation significative, il se crée une certaine compétition entre ces herbivores pour cette "soupe" mal définie. D'autres études introduisent cependant le concept d'un partage des ressources entre les herbivores devant permettre une coexistence stable. Kerfoot et DeMott (1980) ont réalisé des expériences avec des *Daphnia* et des *Bosmina* dans des enceintes placées dans un lac naturel et concluent que les grosses *Daphnia* et les *Bosmina* plus petites pouvaient coexister indéfiniment en l'absence de prédation. Selon eux, *Bosmina* peut se tourner vers d'autres ressources comme

Tableau 1. Modèles de communauté de Zaret (voir les explications dans le texte).

Modèle I (Nord-est des États-Unis)

GLP* POISSONS	CLADOCERES - PROIES		SDP** COPEPODES
	Espèce	Taille (mm)	
0	*Daphnia pulex*	2,0 - 2,5	+2
+1	*D. catawba*	1,6 - 2,0	+3
+2	*D. galeata mendotae*	1,0 - 1,8	+4
	D. longiremis	0,8 - 1,1	
	D. retrocurva	0,8 - 1,0	
+3	*D. ambigua*	0,7 - 1,0	+3
+4	*Ceriodaphnia lacustris*	0,4 - 0,7	+2
+5	*Eubosmina coregoni*	0,4 - 0,6	+1
+6	*Bosmina longirostris*	0,3 - 0,5	0

Modèle II

GLP	COPÉPODES PRÉDATEURS		+ COPÉPODES HERBIVORES		ROTIFERES PRÉDATEURS
	Grand	Petit	Grand	Petit	
0	+2	0	+4	0	0
+1	+3	0	+3	0	0
+2	+4	+1	+3	0	0
+3	+3	+2	+2	+2	0
+4	+1	+3	+1	+3	0
+5	0	+2		+2	+1
+6	0	+1	0	+1	+3

Modèle III (Nord-ouest des États-Unis)

POISSONS	CLADOCERES		COPÉPODES	*Chaoborus*
	Espèce	Taille (mm)		
0	*Daphnia middendorffiana*	2,0 - 2,5	0	+5
+1	*D. rosea*	1,6 - 2,0	+1	+3
+2		1,2 - 2,0	+2	+2
+3	*D. galeata mendotae*	1,0 - 1,8	+3	+1
+4	*Ceriodaphnia* sp.	0,4 - 0,7	+1	0
+6	*Bosmina longirostris*	0,3 - 0,5	0	0

* GLP: "Gape-Limited Predators", prédateurs limités par le diamètre de l'ouverture buccale.
** SDP: "Size-Dependent Predators", prédateurs limités par la taille des proies.

certaines bactéries, de préférence à certaines espèces d'algues.

Certains travaux réalisés en Europe de l'Est traitent du partage des ressources à l'intérieur de la communauté zooplanctonique. Ceux-ci ont été revus par Hillbricht-Ilkowska (1977). Cet auteur divise la communauté zooplanctonique non prédatrice selon deux composantes:

- les macrofiltreurs qui s'alimentent de nanoplancton de la classe de 10-20 µm de taille; et

- les microfiltreurs qui montent une préférence pour les bactéries et les particules détritiques de taille inférieure à 10 µm.

Parmi les macrofiltreurs, on trouve le copépodite et la forme adulte de *Diaptomidae*, les gros cladocères des genres *Diaphanosoma* et *Daphnia* ainsi que les rotifères *Asplanchna*, *Synchaeta* et *Trichocerca*. Ces organismes devraient prédominer dans les lacs méso- et oligotrophiques où le nanoplancton, tel que *Chrysomonadales*, *Cryptomonodales* et des *Euglenінés*, de taille généralement inférieure à 30 µm, est important.

Le groupe des microfiltreurs renferme les cladocères de petite taille comme *Bosmina*, *Ceriodaphnia* et *Chydorus*, les petits rotifères comme *Keratella*, *Kellicottia*, *Polyarthra*, *Pompholyx*, *Filinia* et les copépodes nauplies. Ces organismes devraient dominer dans les lacs eutrophes produisant de grande quantité de phytoplancton tel que *Dinobryon*, *Ceratium*, *Fragilaria*, *Asterionella* et *Anabaena* ou, recevant un apport significatif de matières organiques allochtones comme c'est le cas pour les lacs dystrophes. Dans les lacs eutrophes et dystrophes, on pensait que le phytoplancton était dominé par le nanoplancton favorisant de cette façon les macrofiltreurs, mais l'apport de matières organiques allochtones dans les lacs dystrophes s'est avéré également une source de nourriture pour les microfiltreurs.

Sprules (1980) s'est également intéressé au partage des ressources pour expliquer les différences observées dans la structure des communautés zooplanctoniques de lacs du Colorado et de l'Ontario. Il suggère que les communautés, en provenance du Colorado et dominées par de gros herbivores, se seraient établies à partir d'intéractions résultant d'une compétition pour la nourriture; dans les lacs de l'Ontario, plus riches en petits carnivores, la prédation serait plutôt responsable du type de communauté rencontré. Il présente les herbivores de grande taille comme des macrofiltreurs, se nourrissant directement de bactéries et de débris via la chaîne alimentaire détritique. Les macrofiltreurs sont également des convertisseurs d'énergie plus efficaces à cause de la chaîne alimentaire très courte qu'ils maintiennent. Cependant, les gros prédateurs invertébrés et les petits herbivores doivent être plus attrayants pour les poissons planctivores que les gros herbivores. Sprules (1980) a d'ailleurs réparti les herbivores et les prédateurs zooplanctoniques d'Amérique du Nord selon quatre classes de taille (Tableau 2).

La productivité des poissons planctivores est donc le produit d'un équilibre complexe où interviennent la quantité d'énergie émergeant du zooplancton et l'efficacité d'alimentation du poisson.

Cycle de développement

Une dernière théorie sur la structure des communautés zooplanctoniques, et plus particulièrement sur la fraction cladocères, est présentée par Lynch (1980). Il utilise un modèle mathématique pour décrire les

Tableau 2. Classification par taille des crustacés zooplanctoniques selon Sprules (1980).

	HERBIVORE	CARNIVORE
TAILLE 1	Bosmina longirostris*	Tropocyclops prasinus mexicanus
	Chydorus sphaericus*	Polyphemus pediculus
	Ceriodaphnia lacustris*	
	Ceriodaphnia quadrangula	
	Daphnia ambigua+	
TAILLE 2	Daphnia longiremis+	Cyclops bicuspidatus thomasi
	Daphnia retrocurva+	Cyclops vernalis
	Diaphanosoma leuchtenbergianum+	Mesocyclops edax
	Diaptomus minutus+	
	Diaptomus oregonensis+	
TAILLE 3	Daphnia catawba+	Cyclops scutifer
	Daphnia dubia+	
	Daphnia galeata mendotae+	Epischura lacustris
TAILLE 4	Daphnia galeata mendotae+	Leptodora kindtii
	Daphnia pulex+	
	Holopedium gibberum	
	Sida crystallina	

* microfiltreurs

\+ macrofiltreurs

variations caractérisant le cycle de développement des cladocères. Ce modèle est exprimé par la taille optimale à la naissance et à la maturité, par la grosseur de la ponte, et par l'âge à la première reproduction déterminés à partir de la proportion des tailles spécifiques permettant d'optimiser le rendement alimentaire et de diminuer la mortalité.

Lynch émet l'hypothèse que la capacité d'accumuler de l'énergie tend à augmenter avec le volume du corps, de sorte qu'il y a un avantage énergétique à se reproduire au moment où la taille est la plus grande. Les prédateurs vont cependant réagir à ces avantages liés au cycle de développement, en imposant des taux de mortalité élevés aux individus de taille spécifique.

Les modèles de Lynch soutiennent que:

- en l'absence de prédation sélective et dans un environnement enrichi, les espèces et les génotypes sélectionnés sont ceux qui arrivent à maturité avec une taille relativement grande (mais pas nécessairement les individus les plus grands); la taille optimale de leur progéniture sera intermédiaire. Dans de tels milieux, les petites espèces auront intérêt à engendrer une progéniture aussi petite que possible de manière à favoriser une plus grosse ponte;
- en présence d'une prédation par les vertébrés, axée sur la taille, la sélection favorisera les espèces les plus petites à l'atteinte de leur maturité, et la production de grosses pontes produisant de très petits individus;
- là où la prédation par les vertébrés, axée sur la taille, est remplacée par une prédation par les invertébrés, la sélection se fera en faveur des espèces les plus grosses à maturité. Toutes les espèces devraient produire une progéniture relativement abondante puisque cela accroît les chances de survie à maturité et fait décroître celles de la période préreproductrice;
- si un prédateur invertébré, limité par la taille de sa proie ("size-dependent invertebrate predator"), tel que *Chaoborus*, recherche des proies de taille intermédiaire, le modèle prévoit que les espèces de très grande taille, produisant une progéniture relativement grosse, et les très petites espèces engendrant un nombre maximum de petites larves, seront avantagées;
- dans un environnement pauvre en ressources nutritives, les génotypes de petite taille à l'éclosion et au moment de la maturité seront plutôt favorisés. Dans ces milieux "dilués", les espèces les plus grosses sont défavorisées du fait que leur période préreproductrice est plus longue. Si les espèces les plus petites ont un taux de croissance plus élevé que les grosses espèces, lorsqu'elles sont soumises à des conditions de carence alimentaire, elles ne peuvent donc pas être éliminées par la compétition.

<u>Rôle écologique des rotifères au sein des communautés</u>

Selon Zaret (1980) le rôle écologique joué par les rotifères au sein des systèmes lacustres demeure mal compris. Anderson (1977), lequel a travaillé sur quelques lacs des Rocheuses canadiennes, note que les rotifères ne semblent participer à la productivité totale du zooplancton que dans une faible proportion. Cependant, plusieurs études témoignent d'une contribution substantielle des rotifères à la productivité secondaire d'une grande variété de lacs (Alimov et *al*., 1972; Schindler, 1972; Winberg et al., 1972; Hakkari, 1978; Makarevicz et Likens, 1979; Gilbert et al.,

1984). En conséquence, les rotifères peuvent affecter fortement le transfert d'énergie, le cycle des nutriments et la composition spécifique dans leurs communautés. Dans leur étude du zooplancton d'un lac du Vermont, Gilbert *et al.* (1984) stipulent que les rotifères ne devraient pas être ignorés lorsque l'on considère la fonction et la structure des communautés zooplanctoniques. Ces auteurs montrent qu'un rotifère comme *Keratella cochlearis* s'avère même un brouteur plus important que le cladocère *Bosmina longirostris*. L'activité des rotifères peut induire un effet notable sur les écosystèmes à chaque niveau trophique. Lorsque le broutage des rotifères est intense, il peut entraîner une mortalité significative de certaines populations d'algues, de protozoaires et de bactéries.

Peu de travaux ont commenté les variations observées dans les communautés de rotifères en terme de prédation par les invertébrés ou les vertébrés. Dans une étude de 320 lacs, Anderson (1977, 1980) conclut que le copépode prédateur, *Hesperodiaptomus* représente le principal facteur limitant la présence et l'abondance des rotifères dans ces lacs. Il ajoute, d'autre part, que la prédation par *Chaoborus* et *Gammarus* ainsi que la compétition offerte par les cladocères herbivores, n'ont qu'assez peu d'impact. Par contre, le gros copépode *Hesperodiaptomus* subit à son tour une forte prédation de la part des salmonidés tels que l'omble de fontaine (*Salvelinus fontinalis*) et la truite arc-en-ciel. Par conséquent, la contribution des rotifères à la productivité zooplantonique semble être dix fois supérieure lorsque des poissons sont présents dans ces lacs.

La communauté de rotifères renferme également des prédateurs tels que *Asplanchna*, lesquels sont assez gros pour s'attaquer aux petits crustacés lorsque ceux-ci abondent et que les proies rotifères habituelles sont dispersées. Bien que moins habile pour l'attaque et la capture de proies que certains copépodes (*Cyclops* et *Mesocyclops*), *Asplanchna* n'en demeure pas moins mieux adapté pour la prédation sur certaines espèces particulières telle que *Keratella* (Williamson et Gilbert, 1980). Zaret (1980) inclut aussi les rotifères prédateurs dans son modèle II (Tableau 1) en soulignant leur plus grande abondance à des niveaux élevés de GLP.

PLANCTIVORES POTENTIELS DANS LES LACS DU QUEBEC

POISSONS

Bien que la plupart des poissons d'eau douce consomment du plancton lorsqu'ils sont au stade d'alevin ou encore utilisent le plancton comme substitut à leurs proies habituelles quand elles se font rares, il a rarement été démontré que la pression exercée par les poissons sur la communauté planctonique était suffisante pour en modifier la structure. Il existe néanmoins quelques espèces chez qui cette démonstration a pu être faite et qui habitent plusieurs de nos lacs.

Ainsi, Reif et Tappa (1966) ont observé que l'introduction de l'éperlan arc-en-ciel dans le lac Harvey en Pennsylvanie avait conduit à l'élimination de *Daphnia pulex* et *Leptodora kindtii* de même qu'à l'apparition du cladocère plus petit *Daphnia dubia*. Parallèlement, Galbraith (1967) rapportait que l'introduction de la truite arc-en-ciel dans deux lacs du Michigan devait entraîner la substitution de *Daphnia pulex* par deux espèces plus petites, *D. retrocurva* et *D. galeata mendotae*, ce qui devait se solder par une compétition entre la truite, la perchaude et le tête-de-boule. La truite montre une préférence pour les cladocères de

plus de 1,3 mm de longueur alors que l'éperlan et la perchaude se nourrissent de *Daphnia* et d'autres cladocères entre 0,3 et 0,7 mm de longueur. Plus récemment, Elmore et al. (1983) ont étudié la prédation du crapet arlequin *(Lepomis macrochirus)* sur trois espèces de copépodes *(Diaptomus)*. L'étude mené en bassin expérimental montre que *Diaptomus floridaus* et *D. missisippiensis* pourraient être éliminés par l'action prédatrice du crapet. Par ailleurs, Ziebell et al. (1986) ont examiné l'impact de la prédation du clupéidé (Dorosoma petenense) sur les communautés zooplanctoniques de deux lacs de l'Arizona. Les auteurs mentionnent que ce planctivore modifie non seulement la composition spécifique des communautés, mais engendre aussi un déclin important des populations de zooplancton. C'est également ce que Drenner et al. (1986) ont soulevé en constatant une forte diminution et même l'élimination de la biomasse zooplanctonique, lors d'expérience en bassin extérieur avec *Dorosoma cepedianum* et *Menidia beryllina*. Enfin, un contrôle de la biomasse de zooplancton par l'activité des prédateurs ichtyologiques a également été noté par Olrik et al. (1984), lors de travaux réalisé dans un lac du Danemark.

De son côté, Brooks (1969) émet l'hypothèse que le remplacement des corégonidés par des espèces planctivores plus tolérantes aux températures élevées, telles que la perchaude et l'éperlan dans le lac Érié, a pu provoquer des changements à l'intérieur de la communauté zooplanctonique comme le remplacement de *Daphnia pulex* par *D. retrocurva* et *Diaphanosoma*. Les poissons planctivores étaient particulièrement abondants après le déclin de piscivores tel le doré jaune *(Stizostedion vitreum)*. Des modifications dans la composition des communautés (espèces dominantes et espèces compagnes) ont également été observées sous l'effet de la prédation de *Salvelinus alpinus*, *Salmo trutta* et *Gastérosteus acrileatus* (Langeland, 1982), de *Perca flavescens*, *Leponis gibbosus* et *Esox niger* (Raess et Maly, 1986) et de *Pomoxis annularis* (Wright et O'Brien, 1984) sur diverses populations de cladocères et de copépodes.

Dans une étude sur les communautés de poissons et de zooplancton réalisée dans neuf étangs des Adirondacks, Hutchinson (1971) rapporte que les petites espèces planctoniques cohabitent avec de larges populations planctivores de gaspareau, d'éperlan et de perchaude tandis que les plus grosses espèces se retrouvent dans les lacs à omble de fontaine. De façon similaire, Pope et Carter (1975) ont inventorié 22 lacs de la région de Sept-Iles et ont noté que les petites espèces de plancton sont associées aux lacs abritant l'éperlan arc-en-ciel et l'épinoche à trois épines *(Gasterosteus aculeatus)* tandis que les espèces plus grosses se retrouvent surtout dans les lacs habités uniquement par l'omble de fontaine. Nilsson et Pejler (1973) ont, quant à eux, étudié l'impact de différentes associations de truite brune *(Salmo trutta)*, d'omble chevalier *(Salvelinus alpinus)* et de corégone sur les communautés zooplanctoniques de lacs situés au nord de la Suède. Ils ont alors découvert que la pression prédatrice des zooplanctivores augmente et la taille des organismes zooplanctoniques diminue de la truite brune au corégone.

Les études de Stenson (1974a, b) réalisées dans huit petits lacs d'Europe, ont permis d'étudier l'influence de la prédation de l'omble de fontaine, de la truite brune, de la truite arc-en-ciel, de la perchaude et de plusieurs cyprinidés sur la structure des populations de *Holopedium gibberum*, *Bosmina coregoni* et *B. longirostris*. Les différentes espèces de truites ne se nourrissent jamais de *Bosmina* spp., ce qui ne modifie en rien la structure de la communauté. La perchaude et les cyprinidés contrôlent, par contre, la taille de *H. gibberum* et montrent une nette préférence pour *B. coregoni* aux dépens de *B. longirostris*.

L'influence qu'exerce les poissons planctivores sur la taille de leurs proies a été démontrée à maintes occasions. Ainsi, Langeland (1982) fait état de la prédation sélective de l'omble chevalier *(Salvelinus alpinus)* et de l'épinoche à trois épines *(Gasterosteus aculeatus)* sur quelques grandes espèces de cladocères et de copépodes d'un lac de Norvège. Il note une diminution de la taille moyenne et de la taille à la maturité des cladocères. Dans un enclos aménagé à l'intérieur du lac Choinière au Québec, Raess et Maly (1986) trouve que la prédation de la perchaude réduit la densité des espèces zooplanctoniques de grande taille. La taille et la distribution verticale influencent le taux de prédation. On retrouve plus d'individus et proportionnellement plus de gros individus en profondeur, lorsque la perchaude est présente. Pour sa part, Vanni (1986) observe une diminution de la taille moyenne des cladocères soumis à la prédation du crapet arlequin *(Blugile sunfish)*, dans un lac de l'Illinois.

Il est généralement admis que la visibilité des proies, reliée à la taille, la motilité ou la pigmentation (Langeland, 1983; Elmore et al. 1983) et la grandeur de l'ouverture buccale (Liem, 1984) sont les facteurs responsables de cette sélectivité au niveau de la prédation par les poissons. Cependant, dans certains cas, d'autres facteurs peuvent influencer la sélection des proies par les poissons planctivores. C'est ce qui ressort notamment d'une étude réalisée par Hansen et Wahl (1981) dans un lac de l'état de New-York, où une relation a pu être établie entre la longueur des perchaudes et la taille des proies ingérées. Les auteurs montrent que les alevins de perchaudes sélectionnent les plus petits individus de la population de *Daphnia pulex*, malgré leur capacité à consommer des organismes de plus grande taille. Ce choix découle des interactions entre un comportement particulier des alevins ("learned predatory search images"), un meilleur potentiel des daphnies de grande taille pour éviter l'attaque des prédateurs et une capacité d'attaque limitée des alevins.

En Alaska cette fois, Kettle et O'Brien (1978) ont effectué des recherches sur des lacs arctiques. Leurs résultats démontrent que les poissons planctivores les plus importants sont le corégone, l'omble arctique *(Thymallus arcticus)* et le touladi *(Salvelinus namaycush)* de moins de 10 cm. Le corégone y est apparu comme étant le plus efficace lorsque comparé aux autres.

Finalement, Williamson et Magnien (1982) concluent, en commentant l'élimination de *Daphnia* sp. et *Diaptomus spatulocrenatus* par les crapets juvéniles, que certaines espèces semblent être des planctivores voraces et ce, en dépit du manque général d'information concernant l'impact des cyprinidés autres que la carpe *(Cyprinus carpia)*, sur la structure de la communauté planctonique.

AMPHIBIENS

Chez les amphibiens, le rôle de planctivore peut, selon Zaret (1980), être tenu par les salamandres, et particulièrement dans les lacs dépourvus de poissons. Malgré la cohabitation possible des salamandres et des poissons, il y a généralement une corrélation inverse entre les deux (Sprules, 1974).

Ainsi, Dodson (1970) a étudié les effets de la prédation par les salamandres *Ambystoma tigrinum* sur les communautés zooplanctoniques de petits étangs peu profonds et dépourvus de poissons du Colorado. Selon cette étude, lorsque les salamandres éclosent au printemps, elles éliminent les proies les plus grosses et les plus visibles, *Daphnia pulex* et

Branchinecta, lesquelles sont ensuite remplacées par de plus petits herbivores tels que *D. rosea* et *Ceriodaphnia* sp. Cette prédation intensive a pour effet, semblet-il, de créer une niche pour *Chaoborus americanus* puisqu'on retrouve ce dernier dans tous les étangs à salamandre. De cette façon, *C. americanus* serait favorisé par la réduction des écarts de taille du zooplancton dans ces étangs (prédation complémentaire).

De son côté, Zaret (1980) ajoute que quelques têtards sont carnivores; la plupart de ceux-ci s'alimentent de manière non sélective de phytoplancton ou de périphyton en suspension.

Macan (1966) a d'ailleurs réalisé certaines observations sur la réaction des têtards de *Rana* et *Bufo* lors de l'introduction de la truite brune dans un petit lac sans poissons. Avant l'arrivée des truites, les têtards pouvaient être observés à la nage dans n'importe quel endroit du lac alors qu'une fois les truites introduites, on les retrouvait groupés en quelques points éparts, à l'extrême limite du littoral, là où la végétation empêche l'approche des poissons.

INVERTÉBRÉS

Larves de *Chaoborus*

Le rôle joué par les larves de *Chaoborus*, dans la structure trophique des lacs, a longtemps intrigué les chercheurs compte tenu de la place qu'elles occupent soit, immédiatement située entre les crustacés zooplanctoniques et les poissons pélagiques. Les larves de *Chaoborus* doivent ainsi supporter une prédation intensive de la part des poissons, et même des espèces qui ne sont habituellement pas planctivores; une espèce *C. americanus*, n'habiterait que les lacs sans poissons (Pope et al., 1973; Von Ende, 1979). Pour éviter d'être dévorées, certaines espèces entreprennent, le jour, une migration vers les eaux plus profondes ou dans les sédiments.

Dodson (1970) a recours à l'hypothèse de la "prédation complémentaire" pour expliquer la répartition et le rôle de *Chaoborus* dans les communautés zooplanctoniques des étangs alpins de l'ouest. Selon lui, en réduisant la pression de la compétition exercée par les gros herbivores sur les plus petites proies préférées de *Chaoborus*, la salamandre permet alors à ceux-ci d'occuper une niche alimentaire adéquate. Les larves de *Chaoborus* seraient également responsables de l'exclusion de l'étang du gros copépode prédateur *Diaptomus shoshone*, par le jeu de la prédation et de la compétition.

Un modèle a aussi été mis au point par Zaret (1980) afin de rendre compte de la réponse des larves de *Chaoborus*, des copépodes prédateurs et des cladocères herbivores, à la pression prédatrice des poissons dans les lacs du nord-ouest américain. À mesure que la prédation par les poissons augmente, la densité des larves de *Chaoborus* décroît rapidement et la composition spécifique des cladocères s'appauvrit. Parallèlement, les copépodes prédateurs augmentent en importance au fur et à mesure que diminuent la compétition et la prédation exercées par *Chaoborus*; la taille de leur principale proie, les cladocères, décroît ensuite jusqu'à atteindre une taille plus proche de celle habituellement rencontrée en présence de *Chaoborus*. Finalement, la prédation par les poissons atteint les gros copépodes prédateurs de sorte qu'ils deviennent à nouveau moins importants dans la communauté.

Certaines études ont aussi voulu établir si la prédation exercée par les

larves de *Chaoborus* était sélective. Ainsi, Lewis (1977), après avoir étudié l'écologie de la nutrition naturelle d'une population tropicale de *Chaoborus*, devait démontrer que leur régime alimentaire comportait des *Bosmina*, *Diaphanosoma*, des copépodites et des stades adultes de calanoïdes ainsi que des copépodes cyclopoïdes. Les *Daphnia*, les nauplies de copépodes et les rotifères étaient rarement ingérées. En condition semi-naturelle, Van Ende et Dempsey (1981) ont comparé le taux de prédation de *C. americanus* sur *Bosmina longirostris*, *Daphnia pulex* et *Dalptomus leptopus*. Les résultats démontrent une nette préférence de *Chaoborus* pour *B. longirostris*. La taille de *Bosmina* et sa vulnérabilité, en raison de mouvements fréquents augmentant la possibilité de rencontre avec le prédateur, seraient responsables de la sélectivité observée. Dans son étude sur l'impact de la prédation de différents stades larvaires de *Chaoborus* sur la communauté zooplanctonique d'un petit lac de l'Ontario, Fedorenko (1975) indique que *Diaphanosoma*, *Diaptomus tyrelli* et particulièrement *Diaptomus kenai* sont les proies les plus touchées. Trois mécanismes semblent provoquer une réduction de la prédation, à savoir: la "ségrégation spatiale" (distribution différente des prédateurs et des proies dans la colonne d'eau), la "ségrégation saisonnière" (occupation d'une même place, mais à des périodes différentes) et "l'incompatibilité de taille" (le prédateur est incapable de capturer la proie). De son côté, Pastorak (1980) a pu montrer en laboratoire que les larves de *Chaoborus* nourries à satiété préféraient les copépodes aux *Daphnia*, et que les *Chaoborus* affamés continuaient à montrer une préférence pour les copépodes lorsque ceux-ci sont offerts en grande densité; ils étaient cependant moins sélectifs lorsque les copépodes proies étaient peu abondants. Pastorak devait également conclure, suite à une revue de la littérature, que les copépodes calanoïdes sont préférés aux cyclopoïdes et les *Daphnia* aux *Holopedium*.

D'autres études ont également été entreprises dans le but de décrire, d'une manière plus approfondie, l'influence des larves de *Chaoborus* sur la composition spécifique du zooplancton, soit en modifiant les populations vivant dans les lacs, soit en comparant entre eux les lacs et sans *Chaoborus*.

Dans une étude réalisée dans les lacs oligotrophes de Colombie-Britannique, Neill (1978) arrive à la conclusion que *C. trivitattus* n'est que partiellement responsable de l'élimination de *Daphnia pulex* de ces milieux. Le manque de nourriture et possiblement la qualité du milieu (pH faible) sont, selon l'étude, probablement impliqués. À la suite de travaux plus intenses menés sur un de ces lacs, Neill (1981) note des effets significatifs à court terme de la prédation par *Chaoborus* sur l'abondance des populations de *Diapanosoma brachyurum*, *Bosmina longirostris* et *Diaptomus leptopus*. Ce phénomène s'observe surtout sous des conditions particulières du milieu, soit lorsque la température de l'eau est basse et que la quantité de nutriments et la densité des proies sont réduites. Toujours en Colombie-Britannique, Northcote et al. (1978) ont observé une baisse de densité de *Chaoborus* dans deux petits lacs oligotrophes suite à l'introduction de la truite fardée, *Salmo clarki*, et du Dolly-Varden, *Salvelinus malma*, peu de changements sont cependant survenus dans la communauté zooplanctonique. Après que des truites arc-en-ciel aient été introduites dans un petit lac acide du nord du Michigan, (pH 4,5), dépourvu de poissons à l'origine, Galbraith (1982) a observé une augmentation de 37 fois dans le nombre de *Daphnia pulex* de grande taille suite à la disparition de *C. americanus*. L'espèce dominante parmi le zooplancton, *Diaptomus leptopus*, n'est pas affectée par les changements survenus chez les prédateurs; les populations de *Diaphanosoma*, de rotifères et d'algues filamenteuses diminuent à mesure qu'augmentent la transparence de l'eau et le

volume total de zooplancton. Galbraith ajoute que la prédation exercée par les larves de *Chaoborus* entraîne la disparition de *D. pulex* dans le lac, même si *Chaoborus* montre habituellement une nette préférence pour les copépodes calanoïdes. L'auteur note enfin que *D. pulex* est devenu un élément majeur du régime alimentaire des truites ensemencées dans le lac, mais à un taux journalier de seulement 2% de la population totale, niveau que la population de *Daphnia* devrait pouvoir facilement supporter.

Dans la région de Sudbury, Yan et al. (1982) ont étudié les effets de la fertilisation sur deux lacs acides de pH 4,6 et 6,0. Quoique trop acide pour permettre la survie des poissons, le lac à pH 4,6 renferme toutefois une petite population de *C. americanus*. La fertilisation du lac le plus neutre a eu pour effet d'entraîner un accroissement de la biomasse phyto et zooplanctonique. Cet accroissement en zooplancton, principalement *Bosmina longirostris* et *Diaptomus minutus*, s'est fait sentir au départ de façon telle que la biomasse phytoplanctonique s'est mise à décliner. En moins d'une année, cependant, les populations de *Chaoborus* ont explosé, tout en faisant disparaître l'ensemble de la communauté zooplanctonique. Les auteurs estiment que le taux de prédation de *Chaoborus* était suffisamment élevé pour expliquer le déclin du zooplancton.

Neill et Peacock (1980) ont ensuite mené une expérimentation permettant d'expliquer les résultats obtenus par Yan et al. (1982). Leur but était d'étudier l'interaction des nutriments et de la prédation par les invertébrés (*Chaoborus* et cyclopoïdes) sur les communautés zooplanctoniques de lacs oligotrophes. Ils ont observé que lorsque la quantité de nutriments est faible, la prédation par *Chaoborus* a peu d'influence sur la majorité des espèces planctoniques. Cependant, une augmentation significative des ressources nutritives (5 à 10 fois) entraîne un accroissement démesuré du prédateur (100 à 1 000 fois), susceptible d'entraîner des répercussions démographiques significatives, incluant l'élimination des espèces. Ils suggèrent que les *Chaoborus* puissent constituer des espèces-clés ayant la capacité de modifier l'organisation des communautés.

Sur le continent africain, Hecky (1984) a étudié les relations trophiques à l'intérieur de cinq lacs de très grandes superficies. Il mentionne notamment que *Chaoborus* s'avère un important prédateur primaire dans tous les plans d'eau considérés, à l'exception d'un lac où il est éliminé par deux poissons planctivores (clupéidés). L'auteur souligne également la capacité élevée de dispersion de *Chaoborus* qui peut occuper rapidement (migration) des habitats qui lui sont favorables.

Enfin, Anderson (1980), après avoir comparé les communautés de rotifères de 320 lacs des Rocheuses, a pu conclure que les *Chaoborus* et les autres prédateurs n'exercent que peu de contrôle sur le nombre de rotifères.

Il apparaît donc évident que les *Chaoborus* sont des prédateurs sélectifs ayant la capacité de modifier la structure de la communauté planctonique. Cependant, la disparité de certains résultats ne permet pas de prédire, avec certitude et de façon absolue, la composition d'une communauté aux prises à une forte pression de prédation de la part des *Chaoborus*.

<u>Autres invertébrés prédateurs</u>

Parmi ce groupe, on retrouve quelques crustacés dont l'activité prédatrice peut influencer l'abondance de certaines espèces zooplanctoniques. C'est notamment le cas du

Mysidacé *Mysis relicta*, que Nero et Sprules (1986) ont étudié en comparant les communautés de zooplancton de deux lacs où ce prédateur est présent, avec celles de deux autres où il est absent. Les deux premiers lacs se caractérisent par la rareté de quatre cladocères (*Daphnia longiremis*, *Aubosmina longispima*, *Cyclops scutifer* et *Diaptomus sanguinus*) dans l'hypolimnion, zone pour laquelle *M. relicta* montre une préférence marquée. Les auteurs mentionnent également que *Diaphanosoma* est plus abondante dans le métalimnion des lacs où *Mysis* est présent. Ce cladocère est un compétiteur de *Daphnia*, mais il est moins vulnérable à *Misis* étant un nageur plus rapide. Ceci suggère un avantage dû à la compétition résultant de la prédation de *Mysis* sur *Daphnia*. Enfin, Nero et Sprules (1986) font mention d'une étude des populations de zooplancton de 497 lacs de l'Ontario et du Québec, qui témoignent de la même tendance quant à la diminution des cladocères dans les plans d'eau où l'on retrouve *M. relicta*.

On peut consulter en littérature quelques travaux qui portent sur la prédation des copépodes. Tout d'abord, une étude conduite par Lane et al. (1986), dans le but de développer une méthode de mesure *in situ* de la prédation par les invertébrés, a permis d'observer le comportement de deux copépodes cyclopoïdes (*Tropocyclops prasinus* et *Cyclops bicuspidatus*) en présence du petit cladocère *Bosmina longirostris*. Il ressort de cette expérience les quatre points suivants:

- *T. prasinus* montre un plus haut taux de prédation que *C. bicuspidatus*;
- les copépodes sont plus actifs la nuit que le jour;
- c'est à 20 mètres de profondeur que *T. prasinus* est le plus actif comparativement à 5 m pour *C. bicuspidatus*;
- il n'y a pas de corrélation entre la densité des prédateurs et le taux de prédation, ce qui indique que les différences spatiales et temporelles observées sont dues à d'autres facteurs.

En ce qui concerne l'impact des copépodes prédateurs sur la communauté zooplanctonique, Lane (1979) rapporte que *C. bicuspidatus* s'avère un prédateur très efficace qui peut affecter substantiellement le reste de la communauté. Cette étude effectuée dans un lac du Michigan, révèle que ce copépode représente le plus important prédateur parmi la communauté d'invertébrés. Dans ce lac, les invertébrés sont responsables de la majeure partie de la pression de prédation, et cela malgré la présence de poissons dont le planctivore *Osmerus mordax*. L'auteur précise que sur une base individuelle, les poissons sont définitivement des prédateurs plus efficaces, mais les invertébrés sont disproportionnellement plus abondant que les poissons. Ainsi sur le plan des populations, ce sont les prédateurs invertébrés qui constituent le plus grand danger pour plusieurs proies zooplanctoniques.

Dans une autre étude impliquant les copépodes, Williamson et Gilbert (1980) ont observé les interactions entre *Cyclops bicuspidatus* et *Mesocyclops edax*, et les rotifères *Asplanchna girodi*, *Polyarthra vulgaris* et *Keratella cochlearis*. Les résultats suggèrent des différences importantes dans la capacité à capturer et maintenir les proies, entre les espèces, les sexes et les populations d'une même espèce. Ces différences sont souvent associées à la différence de taille entre les prédateurs.

Par ailleurs, nous ne retrouvons que peu d'indications dans la littérature quant au rôle possible des hémiptères, notamment des notonectes au niveau des modifications induites par la prédation sur la structure de la communauté zooplanctonique.

Cooper et Smith (1982) ont observé l'impact de la prédation du notonecte *Buenoa confusa* et de *Chaoborus americanus* sur les populations de *Daphnia*. Ils ont pu observer la préférence des notonectes pour les gros spécimens de *Daphnia pulex*, l'espèce la plus petite *Daphnia laevis* étant florissante en présence de nombreux notonectes. Dans les étangs de Californie, Scott et Murdock (1983) ont étudié la prédation de *Notonecta hoffmani*, sur *Daphnia pulex*, *Ceriodaphnia reticulata*, et les larves de moustiques. En effet, les larves de moustiques *(Culicidae)* constituent la proie la plus fréquemment mentionnée dans les relations prédateurs-proies chez les insectes aquatiques. Jenkins (1964) dans Bay (1974) cite les références concernant plus de 200 insectes prédateurs de moustiques.

Les coléoptères aquatiques sont, selon James (1965), les prédateurs les plus importants, notamment les dystiscidés (*Dytiscus*, *Laccophilus*, *Agabus* et *Rhantus*) et les gyrinidés. Une expérimentation par marquage au radio-isotope, menée sur certains étangs d'Ontario, lui a permis de reconnaître *Laccophilus* et les hémiptères aquatiques tels que *Gerris* et *Microvelia* comme étant les prédateurs les plus intensifs. Dans certains étangs, cependant, *Laccophilus* ne peut se nourrir de larves de moustiques à cause de la présence de naseux noir, *Rhinichthys atratulus*, lequel s'avère un prédateur très efficace. En présence de ce poisson, les coléoptères capturés n'ont en effet démontré que très rarement des traces de consommation de larves marquées. Par contre, en son absence, 100% des *Laccophilus* récoltées étaient radioactives. Les hémiptères et les odonates sont, à part les coléoptères, les insectes prédateurs les plus étudiés et parmi les hémiptères, les notonectes sont les plus voraces (Bay, 1974).

Ellis et Borden (1970) ont expérimenté en laboratoire la préférence de *Notonecta undulata* pour certaines proies parmi un choix de six organismes. Ainsi, *N. undulata* préfère, par ordre décroissant, des larves et des pupes de moustiques, des corixidés, *Chaoborus*, des éphémères et des chironomides. Il est alors suggéré que les facteurs influençant le choix des proies sont la taille, la mobilité, les caractéristiques de défense ou de fuite, le goût, l'abondance, et l'étendue du recouvrement des habitats des prédateurs et des proies.

Les autres invertébrés prédateurs de zooplancton se font plutôt rares compte tenu de leur mode de vie larvaire limité au fond du lac, et leurs habitudes alimentaires confinées aux proies de plus petite taille. Les coléoptères et les hémiptères sont, ainsi, plus susceptibles de consommer des organismes zooplanctoniques, aussi bien au stade larvaire qu'au stade adulte; ils sont de bons nageurs et des chasseurs à vue qui se nourrissent de grosses proies. Leur grande taille en font de bons sujets d'études; comme en témoignent le grand nombre d'études qui leur sont consacrées. Aucune d'entre elles, cependant, n'a pu démontré une quelconque modification des populations zooplanctoniques en présence de certains insectes prédateurs.

IMPACT DE LA PRÉDATION PAR LES POISSONS SUR LA STRUCTURE DES COMMUNAUTÉS BENTHIQUES ET BENTHIVORES

Tandis que de nombreuses études décrivent l'impact des planctivores sur la communauté planctonique, peu de travaux s'attardent aux effets de la prédation sur les invertébrés benthiques. Cette lacune s'explique probablement par le fait que l'échantillonnage, l'identification et la quantification de la communauté benthique sont extrêmement laborieux comparativement aux travaux sur la communauté planctonique. Il y a d'ailleurs très peu d'hypothèses

nouvelles ou de modèles trophiques qui ont été proposés pour expliquer les variations de la structure de la communauté benthique sous l'effet de la prédation. De façon plus importante, et ce, grâce à un ensemble d'observations, il nous est possible d'identifier les chaînes alimentaires dans les lacs du Québec et de faire des comparaisons entre les lacs avec ou sans poissons.

En effet, Macan (1965, 1966, 1976, 1977a et b) s'est consacré à l'étude de l'effet de la prédation de la truite brune sur le nombre de proies; il a pu observer, pendant 20 ans, un petit étang à poissons de moins d'un demi-hectare de surface, où se sont déroulés successivement:

- empoisonnement de tous les poissons de l'étang;
- abandon de l'étang pendant quelques années;
- ensemencement de truites brunes dans l'étang;
- capture des truites au filet;
- abandon une nouvelle fois de l'étang.

Les macrophytes aquatiques étaient réparties dans cinq zones de l'étang et se sont avérées avoir une influence considérable sur la capacité des différentes espèces à supporter la prédation durant la période où les truites sont présentes. La distribution et la densité de ces herbiers variaient également au cours de l'étude.

Ses observations ont révélé que la truite brune se nourrit principalement d'organismes exogènes, d'adultes, de pupes et de larves de chironomides, et également de la faune associée aux herbiers. Les truites s'intéressent peu aux organismes planctoniques et benthiques (Chironomides, *Sialis*, *Pisidium* oligochètes) associés aux fonds vaseux. Le cladocère benthique, *Eurycercus lamellatus*, est le seul entomostracé pris en grand nombre.

Selon le type d'invertébré impliqué, la prédation par les truites a un effet aussi bien nul que radical sur la fréquence, la distribution ou le nombre des individus. Une observation importante est que certains organismes moins abondants, retrouvés rarement dans l'estomac des truites, peuvent être plus sérieusement affectés qu'une proie commune ou abondante. La prédation par les truites réduit également le nombre d'espèces occasionnelles qui apparaissent dans l'étang sporadiquement et, conséquemment, la diversité globale.

Les insectes prédateurs tels que *Chaoborus*, les larves de coléoptères et les notonectes semblent être particulièrement sensibles à la prédation. Les espèces *Chaoborus crystallinus*, *C. obscuripes* et *C. flavicans* sont abondantes en l'absence de poissons mais disparaissent dès leur réintroduction. Les larves prédatrices de coléoptère, *Rantus exsoletus*, *Dysticus semisulcatus (Punctulatus)* et *Acilius sulcatus*, habituées à chasser en pleine eau, et le notonecte *Notonecta obliqua*, sont récoltées régulièrement en petit nombre, avant l'ensemencement de truites, mais disparaissent par la suite, suite à la prédation par les truites. Les corises, *Corixa castanea* et *C. scotti* ne se retrouvent plus en pleine eau mais confinées dans la zone littorale peu profonde, caractérisée par des herbiers denses. La demoiselle, *Lestes sponsa*, n'est plus à même de traverser l'étang pour aller coloniser certains types d'herbiers. Les larves de phryganes (Trichoptères) *Phryganea striata*, *Holocentropus dubius* et *Cyrnus flavidus*, les nymphes d'éphémères, *Cloeon dipterum*, *Leptophlebia marginata* et *L. vespertina*, le gammare *Gammarus pulex* et la larve de coléoptère *Deronectes assimilis* se

retrouvent tous, en petit nombre, en présence de poissons. Les éphémères *L. marginata* et *L. vespertina* et le gammare *G. pulex* semblent être les plus affectés par l'abondance des poissons.

La densité des autres espèces, particulièrement les libellules, ne semble pas affectée par la prédation des truites même si elles font partie importante de leur bol alimentaire. Les fluctuations considérables des populations de demoiselles *Pyrrhosoma numphula* et *Enallagma cyathigerum*, tout au cours de l'étude, furent surtout reliées aux variations de la végétation plutôt qu'à la prédation par les poissons. La libellule *Aeschna juncea*, les coléoptères *Haliplus confinis* et *Deronectes duodecimpustulatus*, le phrygane *Limnephilus marmoratus* et la sangsue *Erpobdella octoculata* demeurent en nombre relativement constant tout au long de l'étude.

Du côté des amphibiens, Macan observe également des variations dans leur préférence et leur distribution dans l'étang. Les adultes de la salamandre, *Triturus helveticus*, sont réduits en nombre par la prédation mais les larves restent bien protégées par l'épaisse végétation. Seulement quelques têtards de la grenouille *Rana temporaria* et du crapaud *Bufo bufo* peuvent survivre à l'abri des zones ombragées lorsque les truites sont nombreuses. En leur absence, ces têtards peuvent être observés partout dans l'étang.

L'une des conclusions les plus importantes de cette étude est sans doute que le degré d'impact de la prédation des poissons sur une espèce n'est pas directement lié à son importance dans le régime alimentaire. Les corises sont rarement rencontrées dans l'estomac des poissons malgré leur distribution limitée dans le lac en réponse à la prédation des poissons. Inversement, *Gammarus pulex*, de même que plusieurs libellules et demoiselles, peuvent survivre avec succès à la prédation par les poissons. La vulnérabilité d'une espèce à la prédation peut aussi être influencée par son cycle de développement. Les corises qui se reproduisent en été, ont un cours stade larvaire d'un mois et les adultes qui hivernent ne peuvent être remplacés s'ils sont mangés. Par contre, la reproduction de *Gammarus pulex* s'étend sur neuf mois et permet ainsi de remplacer les pertes par prédation. Les larves d'odonates et d'autres insectes prédateurs chassent à l'affût et peuvent avoir un territoire. Les individus possédant les meilleurs territoires grandissent plus vite et deviennent des proies plus susceptibles d'être ingérées par les poissons. Ils peuvent être remplacés par des individus plus petits provenant du reste de la population occupant un habitat inférieur.

Macan (1965) arrive finalement à la conclusion que la prédation par les poissons dans le lac Hudson réduit légèrement le nombre d'espèces et la biomasse, mais augmente probablement la production d'invertébrés benthiques.

De façon similaire, Bendell et McNicol (1982) ont évalué l'impact de la prédation par les poissons sur la communauté benthique, en comparant quatre lacs sans poissons à six lacs poissonneux de la région du lac Ranger en Ontario. Ils ont pu observer des différences plus nettes dans la faune associée aux macrophytes par rapport à celle vivant dans les sédiments meubles. Les lacs sans poissons ont un plus grand nombre et une plus grande diversité d'invertébrés récoltés au moyen d'un filet dans la végétation aquatique lorsque comparés aux lacs à poissons. Les taxons les plus touchés *Chaoborus americanus*, deux notonectes, *Notonecta* et *Buenva*, les corises immatures, deux genres de trichoptères *Oecetes* et *Trianodes*, le gyrin *Gyrinus pectoralis*, le coléoptère dytique

Graphoderus, la libellule *Leucorrhinia* et la demoiselle *Lestes*. Dans les sédiments meubles échantillonnés à l'aide de la benne Ekman, seuls les brulôts *Ceratopogonidae* et le trichoptère Oecetes sont associés aux lacs sans poissons. Les hydracariens et les bivalves *Sphaeridae* se retrouvent en nombre égal dans les deux types de lacs mais sont plus abondants dans les lacs sans poissons.

L'hypothèse du prédateur-clé ("keystone predator"), discutée à la section précédente en tant que méthode d'interprétation de la structure de communauté planctonique, fut développée à l'origine par Paine (1966) afin d'expliquer la dynamique prédateur-proie dans la zone intertidale marine. Hall et *al.* (1970) ont considéré cette hypothèse dans leurs travaux sur une mare artificielle dans laquelle ils contrôlaient l'abondance d'un poisson prédateur, le crapet-arlequin (*Lepomis macrochirus*). Ils ont remarqué que la prédation par les poissons provoquait une augmentation de la diversité de la communauté benthique, en déplaçant l'avantage compétitif de l'espèce dominante de la communauté benthique. Il ne semblait pas y avoir d'effets marqués sur la biomasse benthique totale mais plutôt sur la composition spécifique et la taille des individus.

Johnson et Crowley (1980) suggèrent, quant à eux, que le poisson "prédateur-clé" peut conditionner la composition spécifique et l'abondance des odonates. Par exemple, le rapport libellules (anisoptères) /demoiselles (zigoptères) dans une communauté peut dépendre des poissons "spécialisés" dans les herbiers aquatiques comme le crapet vert (*Lepomis cyanellus*) lequel se nourrit de demoiselles. Thorp et Bergey (1981) ont tenté de vérifier l'hypothèse du "prédateur-clé" dans un réservoir d'eau douce en travaillant dans une enceinte afin d'exclure les poissons. Leurs résultats indiquent que la prédation par les vertébrés n'est pas un élément important dans l'organisation de la communauté des macro-invertébrés benthiques; ils arrivent à la conclusion que les espèces benthiques prédateurs-clés ne se rencontrent pas dans la zone littorale des eaux lénitiques à substrat meuble.

En résumé, bien que certaines études apportent des éléments intéressants sur la fonction des relations prédateurs/proies dans la structure de la communauté benthique, il demeure qu'aucune tentative n'a été faite pour proposer des modèles trophiques pouvant décrire la dynamique de la communauté benthique face à la prédation par les poissons.

FACTEURS PHYSICO-CHIMIQUES POUVANT INFLUENCER LA STRUCTURE DE LA COMMUNAUTÉ PLANCTONIQUE

ACIDIFICATION

Effets de l'acidification sur la structure de la communauté macrozooplanctonique

Les études, traitant de l'impact de l'acidification des lacs sur le zooplancton en Amérique du Nord, sont surtout concentrées dans la région de Sudbury en Ontario (lacs des montagnes La Cloche), et dans celles des Adirondacks et des Montagnes Blanches dans le nord-est des États-Unis. Ces lacs abritent des communautés zooplanctoniques assez semblables à celles retrouvées au Québec. Les deux conclusions les plus évidentes de ces travaux sont:

- que l'acidification amène une telle réduction de la diversité spécifique que les lacs les plus touchés ne présentent qu'une ou deux espèce(s) abondante(s);

- que les différentes espèces réagissent différemment à l'acidification croissante de sorte qu'elles peuvent être classifiées en deux catégories: les espèces tolérantes et les espèces intolérantes.

Dans une revue de la littérature traitant de l'impact de l'acidification sur les communautés zooplanctoniques de Scandinavie et d'Amérique du Nord, Geelen et Leuven (1986) indiquent que la richesse spécifique est clairement inférieure dans les lacs acidifiés. Copépodes, cladocères et rotifères contribuent tous à la réduction du nombre d'espèces, mais les cladocères semblent les plus affectés. Les auteurs soulignent que le passage d'un système prédateur-proie dominé par les poissons à un système dominé par les invertébrés peut être responsable de plusieurs changements écologiques rapportés dans les lacs acidifiés.

Effet de l'acidité sur le nombre d'espèces zooplanctoniques: Sprules (1975a et b) s'est intéressé à l'impact de l'acidification industrielle sur le zooplancton en Amérique du Nord. Il a comparé les communautés zooplanctoniques de 47 lacs dans les montagnes La Cloche, dont les pH variaient de 7,0 à 3,8. Dans cette étude, Sprules a pu observer un net déclin dans le nombre d'espèces associé à une baisse de pH et, en même temps, identifier un groupe de six espèces résistantes, capables de maintenir leur intégrité jusqu'à un pH de 5,0. Ce sont *Diaptomus minutus*, *Holopedium gibberum*, *Bosmina longirostris*, *Mesocyclops edax*, *Cyclops bicuspidatus thomasi* et *Tropocyclops prasinus mexicanus*. En dessous d'un pH de 5,0, plusieurs espèces disparaissent complètement jusqu'à ce qu'il n'y ait plus qu'une ou deux espèces dans les lacs les plus acides. Devant ces observations, Sprules s'est montré incapable d'expliquer la baisse de la diversité autrement que par l'hypothèse d'un impact indirect sur l'ensemble de la communauté à la suite de bouleversements dans le stock de poissons. Cet auteur suggère également qu'une réduction dans l'étendue des tailles des consommateurs primaires peut limiter l'efficacité nutritionnelle des consommateurs secondaires (prédateurs zooplanctoniques) et affecter ainsi la structure de la communauté.

Roff et Kwiatkowski (1977) ont poursuivi le travail entrepris par Sprules sur les lacs des montagnes La Cloche, en approfondissant l'étude de six de ces lacs dont le pH varie de 7,1 à 4,0. Tout comme Sprules, ces auteurs rapportent également une nette baisse de la diversité spécifique lorsque le pH atteint la valeur de 5,3. Dans tous les lacs étudiés, les rotifères et les calanoïdes sont habituellement supérieurs en nombre. Seul le copépode calanoïde, *D. minutus*, maintient une densité élevée dans le lac le plus acide (pH 4,4). Les cyclopoïdes et les cladocères sont les plus sensibles à l'acidité. Ils ajoutent que leur nombre chute d'une façon significative sous un pH de 5,0, s'accroît jusqu'à un maximum entre 5,0 et 6,0, et recommence à diminuer à mesure que le pH s'approche de la neutralité.

Ces auteurs ont également étudié les communautés phytoplanctoniques de ces lacs. Mais, pour expliquer la baisse d'abondance et de diversité observée dans la communauté zooplanctonique, ils sont incapables de départager l'action directe du pH et l'influence de la nourriture disponible (en termes de quantité et de diversité du phytoplancton). Ils écartent la prédation comme facteur pouvant contrôler de manière significative la structure de la communauté à cause du manque d'évidence de prédation sélective selon la taille ("size selective predation"); la distribution des classes de taille des différentes espèces étant la même dans les différents lacs prospectés.

Janicki et DeCosta (1979) ont étudié l'effet d'une contamination acide d'un

réservoir, par l'eau de drainage d'une mine de l'ouest de la Virginie; ils ont comparé la communauté zooplanctonique du bassin central acidifié à celle des eaux plus calcaires. Ils observent eux aussi une communauté plus simplifiée dans le réservoir de tête central, dominée par *B. longirostris* et *Cyclops vernalis*. En considérant les impacts de la prédation, ils arrivent à la conclusion qu'une réduction dans le nombre de poissons, à la suite de l'acidification, peut se produire dans une communauté plus riche en espèces que celle vivant alors dans le réservoir. Quoique de manière spéculative, ils expliquent également la dominance du petit cladocère *B. longirostris*, par un avantage compétitif dans le taux de reproduction en conditions oligotrophiques extrêmes. Ils suggèrent enfin que la plus grande abondance de *B. longirostris* dans le réservoir central est liée à l'absence du cyclopoïde prédateur *M. edax*, ce dernier étant retrouvé en grand nombre dans les eaux de tête.

Malley *et al.* (1982) ont revu l'ensemble de la question des impacts de l'acidification sur la communauté planctonique au cours de leur travail sur l'acidification artificielle du lac 223, dans la zone des lacs expérimentaux au nord-ouest de l'Ontario. Le pH du lac est passé de 6,6 à 5,6 de 1974 à 1980. Les auteurs ont alors constaté la disparition des prédateurs *Mysis relicta* et *Epischura lacustris*, du calanoïde *Diaptomus sicilis* et l'apparition de *Daphnia catawba schoedleri*. Malley et Chang (1986) précisent dans une note taxonomique qu'il s'agit de *D. catawba* plutôt que de *D. catawba x schoedleri*). Les facteurs mis en cause sont selon eux:

- une augmentation de la température dans une fraction de la colonne d'eau résultant d'une plus grande transparence et d'un réchauffement solaire plus intense;

- un changement dans l'abondance et/ou de la qualité des ressources algales;

- une augmentation de la concentration en ions hydrogènes jusqu'à l'atteinte de niveaux toxiques;

- une augmentation à faible pH des concentrations en ions métalliques pouvant atteindre des seuils critiques de toxicité;

- une réduction ou une augmentation de la prédation par les prédateurs invertébrés (*Mysis relicta*, *Epischura*, *Chaoborus*, corixidés);

- un changement dans la prédation par les ménés (tête-de-boule et mulet perlé (*Semotilus margarita*));

- un changement dans les relations de compétition du zooplancton suite à l'élimination des espèces rivales.

Ces auteurs arrivent à la conclusion que, pour les lacs du Bouclier canadien, les premiers effets de l'acidification des lacs (pH 6,6 à 5,6) sont:

- un accroissement du zooplancton herbivore lié à une hausse de la température moyenne dans la colonne d'eau et à de plus grandes ressources alimentaires disponibles, le tout provoqué par une augmentation de la transparence;

- une réduction des prédateurs oo-planctoniques.

La perte de *M. relicta*, *E. lacustris* et *D. sicilis* résulte directement de la toxicité de l'ion hydrogène. L'apparition de *D. catawba* s'explique soit par une hausse dans l'approvisionnement phytoplanctonique ou une réduction de la compétition avec *D. galeata mendotae*.

Dans cette étude, les changements de la prédation par les poissons ne sont pas

considérés comme un facteur important. La perte de fertilité du tête-de-boule survenue durant l'expérience est compensée par la prolifération du mulet perlé. Le plancton compte cependant très peu dans la diète de ces espèces, leur nourriture étant constituée en grande partie de périphyton, d'organismes benthiques ou de déchets.

Comme autres conclusions à ce travail, mentionnons que les prédateurs zooplanctoniques *M. relicta* et *E. lacustris* disparaissent alors que leurs proies habituelles demeurent abondantes. Les larves de *Chaoborus* constituent des prédateurs zooplanctoniques importants dans les lacs ELA (Experimental Lakes Area); cependant, elles ne deviennent pas pélagiques pendant la journée malgré que leurs prédateurs ichtyologiques aient peu diminué sous la pression d'une acidification croissante. Les coléoptères, corixidés et dytiscidés n'ont pas été étudiés.

Des travaux plus récents (Malley et Chang, 1986) permettent cependant d'apporter des informations supplémentaires sur les changements survenus dans les communautés zooplanctoniques du lac 223. De 1981 à 1983, l'abondance (absolue et relative) des cladocères s'est accrue substantiellement aux dépens des copépodes. Les cladocères dominants *Daphnia galeata mendatae* et *Diaphanosoma birgei* sont disparus ou devenus rares, et ils ont été remplacés par de plus grosses espèces, *Daphnia catawba* et *Holopedium gibberum*. Au cours de la même période, les populations de cyprinidés ont été réduites considérablement et le recrutement chez la truite et le catostome presque entièrement inhibé. Les auteurs concluent que l'augmentation de la densité des cladocères et le remplacement des espèces dominantes par des espèces de plus grande taille sont dûs à la réduction importante de la prédation par les poissons reliée à l'acidification.

Confer et al. (1983) ont enquêté sur les effets de l'acidification dans une dizaine de petits lacs de tête situés dans les montagnes Adirondacks dans l'état de New York et de dix autres dans les montagnes Blanches au New Hampshire. Contrairement aux auteurs précédents, ceux-ci observent une diminution de la diversité spécifique en relation avec une baisse de pH s'étendant de 7,2 à 4,5; ils évaluent cette perte à 24 espèces de zooplancton et 22,6 mg de poids sec/m² par unité de pH. *Diaptomus minutus* constitue l'espèce la plus importante dans trois des quatre lacs les plus acides (pH 4,5 à 4,8). *B. longirostris* et *Daphnia* sont absentes des lacs dont le pH est inférieur à 5,0 alors que les cyclopoïdes deviennent rares. Considérant l'impact possible de la disparition des poissons planctivores sur la structure de la communauté zooplanctonique, ils arrivent à la conclusion que, contrairement à la situation en Europe où les gros copépodes dominent dans les lacs acidifiés, ce sont les petites espèces qui sont les plus abondantes dans les lacs acidifiés d'Amérique du Nord. Ils attribuent cela à l'absence de gros copépodes calanoïdes à large répartition pour concurrencer *Diaptomus minutus*. Ils notent cependant que dans l'un des quatre (4) lacs les plus acidifiés, *D. minutus* est remplacée par le gros calanoïde *Diaptomus spatulocrenatus*.

Finalement, Yan and Strus (1980) ont comparé la communauté zooplanctonique d'un lac acidifié et contaminé par les ions métalliques, le lac Clearwater près de Sudbury à celle de quatre lacs contaminés et six autres non contaminés dans la même région. Les auteurs constatent à leur tour une réduction de la richesse spécifique et de la biomasse dans les lacs contaminés mais contrairement aux études précitées, ils rapportent que les cladocères, particulièrement, *B. longirostris*, y sont dominants.

<u>Espèces zooplanctoniques non tolérantes à l'acidité</u>: Dans chacune de ces

recherches, les auteurs commentent l'apparente sensibilité ou la tolérance des différentes espèces à l'acidification. Comme plusieurs de ces espèces vivent également dans les lacs du Québec, il nous apparaît important de relever les exigences particulières de chacune d'elles: le calanoïde herbivore *Diaptomus minutus* est l'espèce dominante dans la plupart des communautés zooplanctoniques vivant dans le nord-est canadien et, selon la majorité des auteurs, cette espèce peut survivre et même proliférer dans les conditions d'acidité les plus extrêmes (pH 4,0) (Sprules, 1975a et b; Roff and Kwiatkowski, 1977; Confer *et al*., 1983; Geelen et Leuven, 1986). Quelques autres calanoïdes herbivores sont mentionnés dans la littérature. Malley et al. (1982) rapportent la disparition de *Diaptomus sicilis* à un pH épilimnitique de 5,8 sous l'effet toxique direct de l'ion hydrogène. Sprules (1975a) rapporte qu'on ne trouve pas *Diaptomus oregonensis* à des pH inférieurs à 5,0. On s'entend par ailleurs généralement à classifier le calanoïde prédateur très commun, *Epischura lacustris* comme une espèce intolérante à l'acidification des lacs. Sprules (1975a) et Confer et al. (1983) mentionnent cependant que cette espèce est absente ou rare dans les lacs ayant un pH inférieur à 5,0 alors que Roff et Kwiatkowski ne l'ont pas récoltée à des pH inférieurs à 6,0. Malley et al. (1982) notent sa disparition dans le lac 223 à un pH de 5,8.

Tropocyclops prasinus mexicanus semble être le copépode cyclopoïde le plus sensible. Malley et al. (1982) observent une régression de l'espèce à partir d'un pH de 5,6 et Sprules (1975a) la classe comme intolérante à un pH inférieur à 5,0. Roff et Kwiatkowski (1977) rapportent que l'ensemble de la communauté cyclopoïde diminue en-dessous d'un pH de 5,0 et Confer et al. (1983) notent que *Mesocyclops edax* et *Cyclops scutifer* se font rares à un pH de 5,0. Cependant, Sprules (1975a) classe *M. edax* et *Cyclops bicuspidatus thomasi* comme étant tolérantes au milieu acide dans son étude des lacs de pH 3,8 - 7,0 et Janicki et DeCosta (1979) listent *Cyclops vernalis* comme l'espèce dominante dans son étude d'un réservoir acidifié.

Tous les auteurs rangent le genre *Daphnia* parmi les organismes sensibles à l'acidification du milieu. Sprules (1975a) classifie *D. galeata mendotae*, *D. retrocurva*, *D. ambigua*, *D. longiremis* parmi les espèces intolérantes, tandis que Roff et Kwiatkowski (1977) et Confer et al. (1983) soulignent la rareté de ces espèces dans les lacs de pH inférieur à 5,0. Janicki et DeCosta (1979) rapportent que *D. parvula* n'a qu'une répartition limitée dans son réservoir acidifié. Malley et al. (1982) observent que le nombre de *D. galeata mendotae* commence à régresser à des pH de 5,8 - 5,4.

Le gros cladocère prédateur *Leptodora kindtii* est également sensible à l'acidification et est absent des lacs à pH inférieur à 5,0 (Sprules, 1975a; Roff et Kwiatkowski, 1977).

Espèces zooplanctoniques tolérantes à l'acidité: quelques espèces de *Daphnia* peuvent cependant montrer une certaine tolérance à des pH acides. Sprules (1975a) mentionne que *D. catawba* et *D. pulicaria* montrent une préférence pour les lacs de pH inférieur à 6,0. Malley *et al*. (1982) notent l'apparition de *D. catawba* à un pH de 5,4 dans le lac 223. Confer et al. (1983) rapportent que *D. catawba* est limité aux lacs de pH supérieur à 5,0.

Confer et al. (1983) ont récolté *Diaptomus spatulocrenatus* selon un large gradient d'acidité. C'est l'espèce planctonique la plus abondante dans l'étang Cone à pH nettement acide (4,7). Tout comme *Diaptomus minutus*, le petit cladocère ubiquiste *Bosmina longirostris* est

généralement catégorisé comme espèce résistante au milieu acide (Sprules, 1975a et b; Roff et Kwiatkowski, 1977) et constitue souvent l'espèce dominante de lacs très acides (Janicki et DeCosta, 1979; Yan et Strus, 1980). Néanmoins, Confer et al. (1983) rapportent qu'il est absent de leurs 20 lacs de pH inférieur à 5,0.

Un autre petit cladocère, *Diaphanosoma* spp., se classe dans le groupe des espèces résistantes à l'acidité du milieu (Sprules, 1975a et b; Malley et *al.*, 1982). Mais Roff et Kwiatkowski (1977) observent que *D. leuchtenbergianum* est rare dans la plupart des lacs acides qu'ils ont étudiés. Yan et Strus (1980) mentionnent son absence à des pH inférieurs à 5,7.

Le cladocère ubiquiste herbivore *Holopedium gibberum* et le petit cladocère prédateur *Polyphemus pediculus* sont reconnus pour avoir une préférence pour les milieux acides. Sprules (1975a) rapporte que l'espèce *H. gibberum* est plus fréquente et plus abondante dans les lacs de pH inférieur à 5,0. Confer et al. (1983) mentionnent dans leur travail que *Holopedium* et *Polyphemus* sont les seuls cladocères prolifiques à des pH inférieurs à 5,0. Malley et al. (1982) observent un accroissement en nombre de *Holopedium* au début de l'acidification du lac 223. Roff et Kwiatkowski (1977) rapportent avoir trouvé *Polyphemus* dans quelques-uns des lacs les plus acides.

On peut donc voir, à partir de cette courte revue, qu'à l'intérieur de la communauté zooplanctonique, un très petit nombre d'espèces seulement se trouve véritablement limité à des milieux de pH supérieur à 6,0 et très peu également peuvent s'adapter à des pH inférieurs à 5,0. Entre 5,0 et 6,0, la richesse spécifique de la communauté sera plus faible mais l'exploitation de leurs niches devrait continuer à ressembler à celle des communautés zooplanctoniques évoluant en milieu plus alcalin.

Un résumé de ces observations sur la tolérance des cladocères et des copépodes zooplanctoniques à différents pH est présenté aux figures 1 et 2.

Effets de l'acidification sur les larves de Chaoborus

Aucune des études réalisées sur les précipitations acides dans le nord-est de l'Amérique du Nord ne s'est intéressée, de façon particulière, à la communauté de prédateurs invertébrés susceptibles de remplacer les poissons planctivores lorsque ceux-ci sont chassés par l'acidification du milieu. Les chaoboridés du genre *Chaoborus* appartiennent à ce groupe d'invertébrés prédateurs dont on a déjà mentionné la présence dans certains lacs acides, au cours de travaux s'intéressant d'abord aux crustacés zooplanctoniques. Roff et Kwiatkowski (1977) rapportent que les *Chaoborus* constituent une fraction importante du benthos dans cinq des six lacs qu'ils ont étudiés, mais qu'ils sont absents des lacs les plus acides, soit les lacs Ruth et Roy (pH 4,4). Ils suggèrent alors que le seuil de tolérance des *Chaoborus* puisse se situer entre 4,4 et 4,9. Confer et al. (1983) ont cependant rencontré des *Chaoborus* pélagiques à tous les pH y compris dans les lacs les plus acides (pH 4,5 - 4,8).

Malley et al. (1982) notent que la population de *Chaoborus* n'a pas augmenté dans la zone pélagique avec l'acidification du lac 223 (pH 5,4) même si, dans ces conditions, le mulet perlé, le touladi et le meunier rouge (*Catostomus catostomus*) persistent.

Aucune des études menées sur l'acidification des lacs de l'Amérique du Nord ne s'est intéressée aux larves planctoniques de *Chaoborus*, particulièrement *C. americanus*. On a cependant souvent commenté l'abondance des larves de *Chaoborus* dans les prélèvements de sédiments effectués dans ces lacs. Kelso et al. (1982) rapportent que la répartition du genre *Chaoborus* montre une légère augmentation, en terme de densité relative, avec l'abaissement du pH dans les lacs de la région de Sault-Ste-Marie, les principaux facteurs limitants étant la profondeur et la présence de poissons. Confer et al. (1983), dans une étude réalisée dans les Adirondacks et dans les montagnes Blanches dans l'est des Etats-Unis, notent que les *Chaoborus* sont présents à des pH variant de 4,7 à 6,7. Malley et al. (1982) mentionnent que les *Chaoborus* sont peu abondants et n'augmentent pas de manière radicale dans le lac 223, acidifié artificiellement. Roff et Kwiatkowski (1977), notent l'absence de *haoborus* du lac le plus acide près de Su (pH 4,4) bien que présent dans les a lacs; ils concluent que le seuil de ce aux conditions acides doit se situer 4,4 et 4,9.

Effets de l'acidification . les rotifères

En ce qui concerne les rotifères, d'une manière générale, ceux-ci réagissent relativement bien à l'acidification des lacs; plusieurs de ces espèces sont d'ailleurs considérées comme tolérantes à l'acidité. Roff et Kwiatkowski (1977) rapportent que les rotifères et les copépodes calanoïdes sont les composantes dominantes du zooplancton des lacs acidifiés près de Sudbury. La composition spécifique des rotifères apparaît comme un témoin fidèle des différences de pH de ces lacs. *Keratella taurocephala* domine dans les lacs les plus acides (pH 4,0 - 4,6); *K. cochlearis var. hispida* et *Kellicottia bostoniensis* sont également abondantes à des pH faibles. *Asplanchna priodonta*, *Conochilius unicornis*, *Trichocerca multicrinis* et *T. platessa*, *Filinia terminatus* et *F. longiseta* sont rares et vivent seulement dans les lacs les plus neutres.

Au cours de l'acidification du lac 223 (ELA), Malley et al. (1982) ont constaté une augmentation dans le nombre de rotifères, particulièrement des espèces reconnues pour leur tolérance au milieu acide; le niveau d'acidité du lac est alors passé d'un pH de 6,6 à un pH de 5,4. Ils ont aussi observé une prolifération radicale de *Kellicottia bostoniensis*, *K. longispina*, *Trichocerca cylindrica*, *Keratella cochlearis*, *K. taurocephala*, *Polyarthra vulgaris* et *P. remata*.

Langlois et al. (1983), dans leur conclusion d'un inventaire biologique mené sur 37 lacs de tête au Québec, indiquent que l'abondance relative des rotifères augmente considérablement dans les lacs acides. *Keratella taurocephala* est mentionnée comme une espèce particulièrement importante dans les lacs acidifiés (pH inférieur à 6,0).

Effets de l'acidification sur le phytoplancton

Les réactions de la communauté phytoplanctonique à l'acidification semblent varier considérablement selon la région. D'une manière générale, cependant, on peut dire que la production primaire et la biomasse totale semblent demeurer relativement constantes lorsque l'acidité du milieu augmente alors que la composition en espèces change et que la diversité spécifique décroît. Dans les lacs d'Europe (Haines, 1981; US-Canada, 1981; Findlay et Kasian, 1986; Shearer et De Bruyn, 1986), on rapporte que les chrysophycées, chlorophytes, diatomées et cyanophycées cèdent la place aux pyrrophytes, particulièrement les dynophycées à mesure que le pH décroît vers

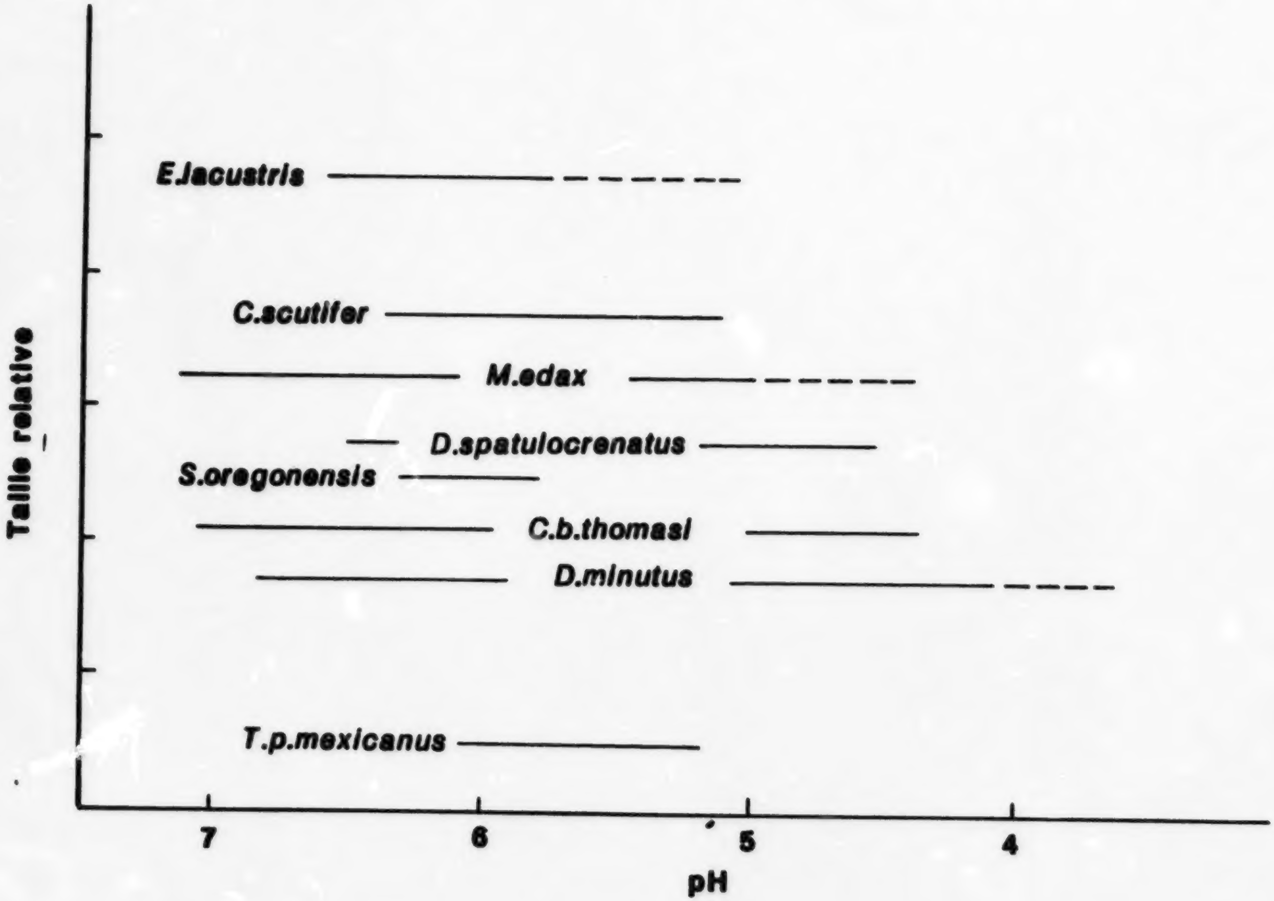

Figure 1. Impact de l'acidification d'un lac sur la structure de communauté des copépodes.

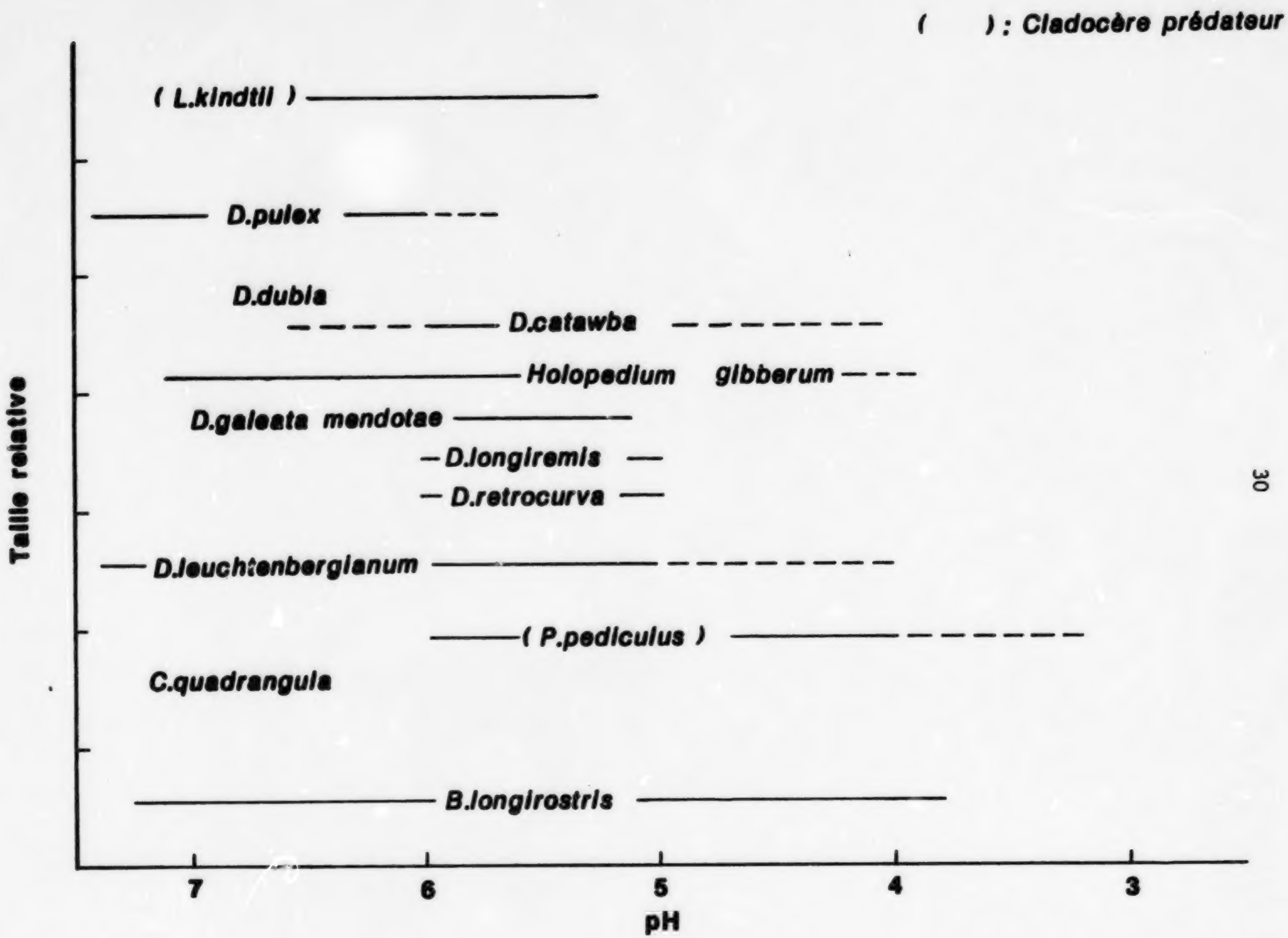

Figure 2. Impact de l'acidification d'un lac sur la structure de communauté des cladocères.

4,0. Yan (1979) mentionne également que les dynophycées, *Peridinium inconspicuum* forment une partie importante de la biomasse phytoplanctonique du lac Clearwater et de trois autres lacs acidifiés et contaminés par les métaux près de Sudbury alors que dans les lacs voisins non acidifiés, les chrysophysées sont dominantes. De la même manière, Yan et Stokes (1978) ont observé dans le lac Carlyle la substitution apparente des dynophycées par les chrysophycées et à un degré moindre par les cryptophysées, lors du passage du pH lacustre d'une valeur de 4,5 à 5,0.

Dans leur étude de six lacs de la région de Sudbury, dont le pH varie de 4,1 à 7,2, Kwiatkowski et Roff (1976) rapportent qu'au contraire, les cyanophytes dominent dans les lacs les plus acides et que les chlorophytes sont moins abondants. Kelso et *al.* (1982) ont étudié la composition en espèce de 85 lacs de la région de Sault-Ste-Marie variant en acidité d'un pH de 4,5 à 7,4; ils ont observé que tous les lacs sont dominés par les chrysophytes, particulièrement *Chromulina*, les chlorophytes se classant juste derrière. Les diatomées et les pyrrophytes sont peu représentées. Ils n'ont finalement constaté aucun changement dramatique dans la composition en espèce, en relation avec l'acidité. Malley et al. (1982) observent également une dominance des chrysophycées dans l'épilimnion du lac 223 (ELA) même après l'acidification artificielle du milieu (pH 6,6 à 5,4). Sous ces niveaux d'acidité, ce sont cependant les cyanophycés et les dynoflagellés qui deviennent dominants (Findlay et Kasian, 1986). L'abaissement du pH est également accompagné d'une diminution de la diversité. La composition spécifique s'avère un bon indicateur de l'acidification et *Asterionella ralfsii*, *Chlorella mucosa*, *Chroococcus minutus* et *Peridinium inconspicuum* peuvent jouer le rôle d'espèces indicatrices. D'autre part, on ne note pas de baisse de productivité phytoplanctonique dans ce lac (Shearer et De Bruyn, 1986).

Raddum *et al.* (1980) rapportent que dans les lacs à eau claire, ayant été acidifiés depuis peu de temps, le nombre d'espèces phytoplanctoniques est inférieur à celui des lacs riches en acides humiques et acidifiés depuis de nombreuses années. Kwiatkowski et Roff (1986) observent dans certains lacs de la région de Sudbury une baisse radicale de la diversité à un pH inférieur à 5,0 alors que celle-ci se maintient à peu près constante entre 5,0 et 7,0 de valeur de pH. Yan (1979) rapporte également une baisse du nombre de taxons dans ces lacs.

Le travail de Kwiatkowski et Roff (1976) est le seul à décrire une réduction drastique de la production primaire et de la biomasse après que le pH eut atteint la valeur de 4,4. Au-dessous de 4,4, la plus grande transparence de l'eau et la plus grande pénétration de la lumière qui en découle, masquent la baisse de productivité par mètre cube. Malley *et al.* (1982) mentionnent une augmentation de la productivité primaire et de la biomasse phytoplanctonique à un pH de 5,4 résultant d'une plus grande transparence de l'eau et du réchauffement estival.

Les résultats des différentes recherches effectuées sur le phytoplancton dans les lacs acidifiés sont rarement interprétés en terme de disponibilité de ressource fourragère pour la communauté zooplanctonique. Eriksson *et al.* (1980) arrivent à la conclusion, dans leur étude de lacs acidifiés en Europe, que les gros pyrrhophytes qui y dominent constituent avec leur carapace une source de nourriture inadéquate pour les organismes zooplanctoniques. Malley et al. (1982), dans leur étude sur le lac 223, montrent cependant que la biomasse phytoplanctonique totale, dans la catégorie de taille accessible au zooplancton, est aussi grande qu'avant l'acidification.

Enfin, deux synthèses récentes de la littérature (Geelen et Leuven, 1986; Stokes, 1986) montrent que d'une façon générale, la biomasse et la productivité du phytoplancton demeurent stables alors que la richesse et la composition spécifiques changent de manière substantielle à mesure que le pH diminue. Certains taxons sont reconnus en tant qu'organismes acidophiles. C'est le cas notamment de *Merismopedia* sp. (Stokes, 1986) et des dinoflagellés *Peridium inconspicuum*, *P. limbatum* et *Gymnodinum* sp. (Geelen et Leuven, 1986; Stokes, 1986). On ne retrouve pas d'effet évident de l'altération des communautés phytoplanctoniques sur les communautés de zooplancton. Par contre, la modification des communautés zooplanctoniques peut entraîner des effets sur la structure des communautés de phytoplancton (broutage sélectif).

<u>Effets de l'acidification sur le benthos</u>

Peu d'études traitent des effets de l'acidification sur le zoobenthos lacustre comparativement au phytoplancton, zooplancton et aux poissons. La grande majorité des études proviennent de Scandinavie (Almer et al., 1974; Grahn et al., 1974; Henriksen et Wright, 1977; Hendrey et Wright, 1976; Jensen et Snekvik, 1972; Okland et Okland, 1980; Okland, 1980a, 1980b; Mossberg et Nyberg, 1979; Nilssen, 1980a; Raddum, 1980; Wright et al., 1975; Wright, 1976; Wiederholm et Eriksson, 1977) et du Canada (Collins et al., 1981; Bendell et McNicol, 1982; Dermott, 1985; Harvey et McArdle, 1986; Nero et Schindler, 1983; Kelso et al., 1982; Roff et Kwiatkowski, 1977; Scruton, 1983; Scheider et al., 1975).

La plupart de ces études, de type descriptif et comparatif, se contentent de mentionner la présence ou l'absence de taxons et parfois leur densité selon différentes valeurs de pH. On dispose donc de peu de données sur l'évolution du benthos dans le temps en relation avec l'acidité du milieu et sur les facteurs responsables du maintien de la structure de la communauté zoobenthique dans les écosystèmes aquatiques subissant une acidification.

Certes, il existe des études *in situ* ou en laboratoire (Bell et Nebeker, 1969; Bell, 1970, 1971; Dermott, 1985; Eilers et al., 1981; Harvey et McArdle, 1986; Havas et Hutchinson, 1982, 1983; Havas, 1981; Jernelov et al., 1981; Stickney, 1922) sur la sensibilité de certaines espèces face aux conditions acides. Certaines comparaisons ont pu être établies avec des cours d'eau subissant, depuis de nombreuses années, l'effet des effluents miniers acides (Dills et Rogers, 1974; Parsons, 1976). On constate alors, non pas une généralisation sur le comportement des organismes aquatiques mais, au contraire, une vaste gamme de tolérance même dans les groupes dits sensibles.

De façon générale, les études effectuées en Scandinavie et au Canada rapportent une réduction et une variation de la diversité du benthos dans les écosystèmes subissant une acidification. Cependant, en ce qui concerne la biomasse et la densité benthique, les observations sont partagées.

Ainsi, plusieurs études scandinaves rapportent, soit des réductions importantes de la biomasse benthique, à un pH variant autour de 4,5 (Hendrey et Wright, 1976), et pour toutes les profondeurs inventoriées, ou encore, une diminution de la densité des groupes dominants (Raddum, 1980; Wiederholm et Eriksson, 1977).

Des études en Ontario, sur des lacs fortement acidifiés, n'enregistrent aucune diminution du nombre total d'invertébrés (Sheider et al., 1975; Muller, 1980) tout comme Mossberg et Nyberg (1979) qui

n'observent aucune corrélation entre le nombre d'individus et le pH (entre 4,0 et 5,0) dans sept lacs de Suède.

Ainsi, Collins et al. (1981) ont étudié l'abondance et la composition de la faune épibenthique et endobenthique à différentes profondeurs dans trois lacs récemment acidifiés (pH inférieur à 4,9) et neuf lacs neutres du centre de l'Ontario. Ils ont pu observer qu'à la différence des études scandinaves, les biomasses totales de benthos des lacs acidifiés sont égales ou même plus élevées que celles des lacs non acidifiés. Les biomasses restent semblables en dépit d'une baisse des biomasses moyennes de nanoplancton dans les lacs acidifiés et malgré la présence de populations ichtyologiques benthivores. Ces résultats corroborent d'autres études nord-américaines où ce phénomène serait apparemment associé à des concentrations d'aluminium plus faibles que celles rapportées dans les lacs scandinaves pour des pH semblables. Au niveau de la composition de la communauté benthique, Collins et al. (1981) trouvent, par contre, que l'épibenthos est plus affecté par le pH que l'endobenthos.

En Scandinavie et en Ontario, l'augmentation de la densité ou de la biomasse de certains groupes benthiques à des pH autour de 4,5 - 5,3 est attribuée à la réduction de la prédation par les poissons qui sont disparus à la suite de l'acidification du milieu (Dermott, 1985; Eriksson et al., 1980; Raddum, 1980). Il y aurait donc altérations des relations trophiques (Almer et al., 1974; Sprules, 1975a et b; Hendrey et Wright, 1976; Leivestad et al., 1976; Roff et Kwiatkowski, 1977; Wiederholm et Eriksson, 1977; Hall et al., 1970, Eriksson et al., 1980; Nilssen, 1980a; Raddum et Saether, 1981) et augmentation de l'abondance et de la taille moyenne des organismes en relation avec la diminution du pH (Grahn et al., 1974; Mossberg and Nyberg, 1979; Raddum, 1980).

Ainsi, comme le mentionnent Eriksson et al. (1980), l'évolution du système prédateur-proie, dominé par les poissons, vers un système dominé par les invertébrés peut être la cause première des modifications de la communauté d'invertébrés dans un lac acidifié. Ces auteurs notent également que plusieurs des changements qui s'effectuent dans les lacs acidifiés sont semblables aux changements générés par le retrait des poissons dans un lac non acide (Macan, 1965, 1977).

Bendell et al. (1983) ont étudié les relations trophiques dans une série de lacs à différents stades d'acidification et ont pu évaluer l'impact potentiel de la modification des relations prédateur-proie sur la disponibilité et l'abondance de nourriture pour la sauvagine en période de reproduction. Cette étude fut menée dans dix lacs de l'Ontario. Aucun de ces lacs, petits et peu profonds, n'est caractérisé par un pH inférieur à 5,0. L'échantillonnage des invertébrés fut confiné à la zone littorale de chacun des lacs (0,3 à 1,1 m de profondeur) à l'aide d'un filet fauchoir, d'une benne Ekman et de trappes à émergence. Ils constatent que la faune benthique des lacs sans poissons diffère substantiellement de celle des lacs pourvus de poissons. Selon la méthode utilisée (benne, filet ou trappe) la composition spécifique des invertébrés varie. Ainsi, les quatre lacs sans poissons ont plus d'invertébrés et un plus grand nombre de taxons récoltés à l'aide du filet fauchoir. Dans les autres lacs, le nombre de taxons pris au filet et à la benne est inversement proportionnel au nombre d'espèces de poissons. Ils concluent:

- que les différences entre les lacs au niveau de l'abondance et de la diversité des macro-invertébrés peuvent être principalement attribuées aux différences dans la population ichtyologique et non aux différences chimiques de l'eau;

et,

- qu'il n'existe pas de variations significatives de la diversité et de la densité du benthos avec le pH.

<u>Effets de l'acidité sur les mollusques</u>: Dans le cas des mollusques, de façon générale, les études mentionnent une diminution voire même une absence de ceux-ci en milieu acide (Collins et *al.*, 1981; Dermott, 1985; Harvey et McArdle, 1986; Mills et Schindler, 1986; Okland, 1969, 1980; Okland et Okland, 1986; Wiederholm et Eriksson, 1977). Okland (1969) conclut en effet, après avoir étudié la distribution des gastéropodes et des pélécypodes dans les lacs de Norvège, que les mollusques sont éliminés à partir d'un pH de 5,0. Raddum (1980) ajoute que les gastéropodes sont les plus sensibles au pH, leur mode de vie les exposant davantage aux conditions directes du milieu que les bivalves vivant enfouis dans les sédiments. Il observe que les gastéropodes peuvent tolérer un pH de 5,5 dans les lacs pauvres en calcium alors que les bivalves supportent jusqu'à 4,8 comme valeur maximale d'acidité. Ces derniers sont cependant affectés par l'accumulation de métaux dans les sédiments. Okland (1980) a étudié les facteurs responsables de la distribution des gastéropodes en Norvège. Sur les 27 espèces de Norvège, aucune n'a pu être récoltée à un pH inférieur à 5,2 et elles se sont montrées affectées à un pH de 6,0 (Okland et Okland, 1980, 1986). On note une diminution de la diversité avec l'acidification. La concentration de calcium et le pH se sont avérés les facteurs déterminants quant à la présence et à la survie des gastéropodes.

McKillop et Harrison (1972) constatent également le rôle important du calcium dans la répartition et la densité des gastéropodes dans le sud de l'Ontario. Ils notent que les deux espèces de pulmonés *Physa gyrina* et *Helisoma anceps* sont plus abondantes dans des eaux à dureté élevée ou moyenne tandis que les deux prosobranches, *Amnicola limosa* et *Campeloma decisum* ont des densités élevées en eau douce ou à dureté moyenne, et très basses en eau dure. Harvey et McArdle (1986) notent l'absence des gastéropodes dans les lacs des Monts La Cloche à pH inférieur à 5,8. Grahn et *al.* (1974), dans une étude de six lacs de la côte ouest suédoise où le pH avait diminué de 1,4 à 1,7 unités, ont démontré que les gastéropodes avaient diminué. Enfin, Hagen et Langeland (1973) rapportent que le lac Flovant a perdu sa population ichtyologique, que les gastéropodes sont absents, et que le bivalve *Pisidium* se retrouve de façon occasionnelle dans la zone profonde du lac.

En ce qui concerne les bivalves et plus particulièrement le genre *Pisidium*, Roff et Kwiatowski (1977) notent, dans leur étude de six lacs du sud-ouest de Sudbury en Ontario, que *Pisidium* est rare dans trois de ces lacs et absent lorsque le pH devient inférieur à 4,9. Mossberg (1979) a pu constater une grande réduction de la population de *Pisidium* au cours des années quand le pH est passé de 6,3 à 5,2. Okland (1980) et Okland et Okland (1980), dans une étude de plus de 1 000 lacs en Norvège, ont récolté une vingtaine d'espèces de bivalves, soit 17 *Pisidium* et trois *Sphaerium* et notent que quatre espèces seulement peuvent tolérer un pH inférieur à 5,0; ils ajoutent que la plupart des bivalves sont rencontrés à un pH supérieur à 5,7 et enfin que le pH critique pour les petits bivalves est de 6,0. Les dix espèces les plus communes sont présentes dans les lacs à faible alcalinité mais avec un pH de 6,0 et plus. Collins et *al.* (1981) mentionnent la présence de *Spaeridae* dans trois lacs acides du centre de l'Ontario (pH inférieur à 4,9) tandis que Bendell et McNicol (1982) les récoltent en plus grand nombre dans les lacs à poissons.

Enfin, dans les Monts La Cloche, Harvey et McArdle (1986) observent l'absence de pélécypodes sous un pH inférieur à 5,0 et la faible densité de ces organismes dans les lacs où le pH varie de 5,0 à 6,0.

Ainsi donc, ceux qui tentent d'expliquer la distribution des mollusques selon le pH trouvent une bien meilleure corrélation avec le calcium et l'alcalinité. Aussi leur absence dans les lacs à faible pouvoir tampon peut-elle servir d'indicateur de l'acidification du milieu.

Effets de l'acidité sur les insectes: Les études, qui permettent d'évaluer les effets de l'acidité sur les insectes, comportent différents aspects, soit le stress physiologique de l'acidité sur les individus, les répercussions au niveau de la chaîne alimentaire, et la toxicité des métaux. Aussi, les insectes ont-ils été divisés en trois groupes caractérisés par leurs habitudes alimentaires, leur mode de vie et leurs différents cycles de développement responsables d'une plus ou moins grande sensibilité à l'acidification:

- les organismes sensibles;
- les gros prédateurs;
- les organismes tolérants.

On retrouve au tableau 3, une synthèse des résultats présentés dans cette section.

Organismes sensibles - Nous avons classé, sous la rubrique des organismes sensibles, les taxons habituellement sensibles aux contaminants de l'environnement. La larve est aquatique et l'adulte terrestre. Ce sont générallement des herbivores, détritivores, brouteurs et de petits prédateurs. Ils se rencontrent le plus souvent dans la zone littorale et font alors partie de l'épibenthos. Il sont donc, selon Collins *et al.* (1981), plus vulnérables aux changements de la qualité chimique du milieu. Ce sont les plécoptères, les éphémères et les trichoptères.

Hagen et Langeland (1973) notent l'absence de ces trois taxons dans le lac acide Flovatn en Norvège. Les études sur les lacs de Norvège rapportent la présence de dix espèces sur 18 d'éphémères et de plécoptères en corrélation avec le pH. La majorité des études, qui mentionnent les effets du pH sur les invertébrés aquatiques, sont des observations écologiques *in situ*. Toutefois, Bell et Nebeker (1969) et Bell (1971) testèrent en laboratoire l'effet de l'acidité (pH de 1,0 à 7,0) sur la survie et l'émergence de neuf espèces d'insectes aquatiques (libellules, plécoptères, éphémères et trichoptères). Ils situent la fourchette du pH où 50% des espèces émergent entre 4,0 et 5,9. Toutes les espèces sont plus sensibles durant la période d'émergence; les éphémères sont cependant les plus sensibles, suivis des plécoptères et des odonates, et enfin, des trichoptères.

Dans la nature, la tolérance à l'acidification des plécoptères varie selon les études. Dans l'ensemble, le seuil létal se situe entre 4,5 et 5,5 et suit celui des éphémères (dans Singer, 1981a et b). Raddum (1979) rapporte, cependant quatre espèces tolérantes soit *Taeniopteryx*, *Nemoura*, *Nemurella* et *Protonemura* (dans Singer, 1981 a et b).

Les effets de l'acidification sur les éphémères sont mieux documentés. D'une part, parce que ce groupe est abondant dans les lacs et les ruisseaux et, d'autre part, à cause de leur taxonomie bien connue. Dans une revue des effets de l'acidité sur le benthos, Okland et Okland (1986) parlent d'une tendance générale vers une diminution du nombre d'espèces d'insectes avec l'abaissement du pH. Collins *et al.* (1981) rapportent la présence du genre *Hexagenia* dans deux de leurs trois lacs acidifiés (pH < 4,9). Dermott (1985) note la présence d'éphéméroptères dans des lacs de faible alcalinité de l'Ontario. Warner (1971) dans Collins et al. (1981) l'a aussi récolté dans un cours d'eau à un pH de 4,6. Pour leur part, Allard et Moreau (1986) soulignent la

Tableau 3. Sommaire des effets de l'acidité sur les insectes.

TAXON	OBSERVATION	RÉFÉRENCE
Taeniopteryx, Nemoura Nemurella, Protonemura	Tolérance à l'acidité	Raddum, 1979
Hexagenia	Présence à pH < 4,9	Collins et al., 1981
Leptophlebia	Présence à pH < 5,0	Leivestad et al., 1976
Ephemerella funeralis	Absence à pH 5,5	Fiance, 1978
Baetis	Mortalité des oeufs et inhibition de la ponte à pH 6,0	Singer, 1981a et b
Ephémères	Seuil de tolérance à 5,7 - 5,9	Bell, 1971; Bell et Nebeker, 1969
	Absence à pH ≤ 5,1	Harvey et McArdle, 1986
Rhyacophila nubila Hydropsyche sp. Polycentropus flavomaculatus Plectrocnemia conspersa	Survie à pH 4,0 (laboratoire)	Raddum, 1979
Plectrocnemia conspersa	Seuil de tolérance à pH de 4,8 en nature	Raddum, 1979
Sialis, oligochètes et chironomides	Dominance dans les zones moins profondes à pH 4,2 - 6,2	Hagen et Langeland, 1973
Oligochètes et chironomides	Présence à pH 4,0 - 7,1	Roff et Kwiatkowski, 1977
Corixa punctata	Présence à pH 4,0	Vangenechten et Vanderborght, 1980
Ophiogomphus	Présence à pH 4,2	Parsons, 1968
Chironomides	Résistance à l'acidité	Okland et Okland, 1986
	Dominance en milieu acide	Allison et Harvey,1981 Raddum, 1980; Kelso et al., 1982
	Dominance à pH 3,9 - 4,6	Welderholm et Eriksson, 1977

Tableau 3. Sommaire des effets de l'acidité sur les insectes. (suite)

TAXON	OBSERVATION	RÉFÉRENCE
Chironomus riparius	Présence à pH 2,8 Présence à pH 3,0 - 5,0	Havas, 1981 Jernelov et al., 1981
Procladius	Dominance à pH 5,9 - 6,8	Uutala, 1981
Chironomus authracinus	Chironomides dominant à pH 4,5 - 5,3	Uutala, 1981
Phaenoprectra, Chironomus	Dominance à pH 3,0 - 5,0	Mossberg et Nygerg, 1979; Wiederholm et Eriksson, 1977; Raddum et Saether, 1981
Heterotanytarsus, Zalutschia Chironomus anthracinus	Présence dans lacs humiques à pH 4,8 - 5,7	Kelso et al., 1982
Chironomus authracinus, Dicrotendipes	Augmentation de l'abondance à pH < 5,0	Kelso et al., 1982

disparition rapide des éphéméroptères dans des chenaux acidifiés, lors d'expériences menées sur l'exutoire d'un petit lac des Laurentides. En Suède, Mossberg et Nyberg (1979) font état de l'éphémère *Leptophlebia* à un pH < 5,0, tandis que Leivestad et al. (1976) notent l'occurrence de deux espèces à un pH < 4,5. Ces derniers ainsi que Borgstrom et Hendrey (1976) mentionnent que le nombre d'espèces d'éphémères décroît de façon logarithmique avec la diminution du pH. Ils y notent deux groupes: un groupe supportant un pH de 4,5 et le second un pH de 6,5. Toujours en Suède, Grahn et al. (1974) montrent que les éphémères représentent les taxons les moins abondants de la communauté d'insectes de six lacs acides. Fiance (1978) a étudié la distribution de *Ephemerella funeralis* durant deux ans, dans un cours d'eau du New-Hampshire et a pu constater l'absence de nymphes à un pH de 5,5. Harvey et McArdle (1986) indiquent que les éphémères sont absents de quatre lacs acides (p < 5,1) de la région des Monts La Cloche. Les éphémères sont donc sensibles aux différences de pH et ce, dépendamment du stade de leur cycle de développement. Plusieurs études mentionnent en effet la mortalité des oeufs ou l'inhibition de la ponte comme chez *Baetis* à un pH de 6,0 (dans Singer, 1981a et b) ou encore l'inhibition de l'émergence. L'aluminium peut également s'avérer toxique et affecter la respiration des éphémères, comme l'ont démontré Herman et Andersson (1986) avec *Ephemera danica*. La baisse d'efficacité dans le transport de l'oxygène et l'altération des branchies (formation de mucus) sont les deux mécanismes par lesquels s'opère cette toxicité. Les essais effectués en laboratoire par Bell (1971) et Bell et Nebeker (1969) confirment la grande sensibilité à l'acidité des éphémères par rapport aux autres taxons et situent leur seuil de tolérance à 5,7 - 5,9.

Des trichoptères ont été récoltés à un pH de 4,5. En laboratoire, Raddum (1979) a pu observer la survie de certaines espèces (*Rhyacophila nubila*, *Hydropsyche* sp., *Polycentropus flavomaculatus* et *Plectrocnemia conspersa*) à un pH aussi bas que 4,0 alors que le seuil de cette dernière espèce était de 4,8 dans la nature. Raddum (1980) note de plus l'augmentation prononcée du poids des trichoptères dans les lacs sans poissons ainsi que celui des éphémères et des chironomides. Bendell et McNicol (1982), dans leur étude des relations trophiques dans 10 lacs d'Ontario à différents stades d'acidification, associent les trichoptères *Oecetis* et *Triaenodes* aux lacs sans poissons. Ces nageurs actifs seraient vulnérables à la prédation.

<u>Gros prédateurs</u> - Quant aux gros prédateurs, une grande partie des études met l'emphase sur les coléoptères, les hémiptères, les mégaloptères et les odonates. Les raisons sont nombreuses mais la principale est qu'ils sont récoltés en grand nombre et qu'ils dominent même la communauté benthique en milieu acide. Ce sont des prédateurs actifs qui chassent activement ou à l'affût et doivent tous se protéger de la prédation par les poissons. Ainsi, dans six lacs de Suède, les insectes à respiration aérienne, tels que les notonectes (*Notonectidae*), les corises (*Corixidae*) et un mégaloptère à respiration branchiale (*Sialis*) constituent les organismes les plus nombreux (Grahn et al., 1974). Dans le lac Flovatn en Norvège (Hagen et Langeland, 1973), le mégaloptère *Sialis* domine avec les oligochètes et les chironomides dans les zones moins profondes (pH 4,2 - 6,2). Bell et Nebeker (1969) et Bell (1971) observent qu'en laboratoire les odonates sont plus résistantes à l'acidité que des organismes considérés comme sensibles, tels les phécoptères et les éphémères. Vangenechten et Vanderborght (1980) récoltent le corixidé *Corixa punctata* dans un lac de tourbière à pH de 4,0. Parsons (1968, dans Singer, 1981a et b) trouve la libellule *Ophiogomphus* présente à un pH de 4,2 dans un cours d'eau du Missouri.

Le mégaloptère *Sialis*, les corixidés, les odonates *Leucorrhinia* et *Enallagma*, ainsi que le gammare *Crangonyx* sont tous associés aux lacs sans poissons (Henrikson et Oscarson, 1978). Enfin, dans l'étude de Bendell et McNicol (1982), le diptère *Chaoborus americanus*, les hémiptères notonectes *Notonecta* et *Buenoa*, des corixidés immatures, les deux trichoptères *Oecetis* et *Triaenodes*, les coléoptères *Gyrinus pectoralis* et *Graphoderus* et la demoiselle *Lestes* ont tous été récoltés en grand nombre à l'aide d'un filet fauchoir dans les lacs sans poissons. Par contre, dans les échantillons de la benne Ekman, seules les larves de cératopogonidés et du trichoptère *Oecetis* sont associées de façon significative aux lacs sans poissons. On retrouve finalement, dans les cages d'émergence des lacs sans poissons, les odonates zygoptères (demoiselle) (*Lestes disjunctus* et *Enallagma boreale* alors que dans les lacs avec poissons, il s'agit plutôt de *Enallagma hageni*. Quelques taxons sont complètement absents des lacs avec poissons: *Notonecta*, *Buenoa* et le dynique *Graphoderus*, tous trois des nageurs actifs. Dermott (1985) trouve une plus grande abondance des gros insectes *Sialis*, des corixides et des odonates dans un lac sans poissons. Eriksson *et al*. (1980) postulent enfin que la tolérance aux eaux douces acidifiées de ces gros invertébrés et des autres insectes aquatiques vulnérables à la prédation, tels que *Chaoborus*, leur permet de croître en nombre aussi bien dans les lacs acides, que dans les lacs neutres sans poissons.

<u>Organismes tolérants</u> - Ce sont les chironomides qui composent le groupe des organismes tolérants. Dans une synthèse de littérature, Okland et Okland (1986) soulignent la très grande résistance de plusieurs espèces de chironomides à l'acidité. Ils constituent, de loin, le groupe généralement récolté de façon la plus abondante. Ainsi, Allison et Harvey (1981), qui ont entrepris l'étude de 47 lacs dans le centre-sud de l'Ontario, et qui présentent les résultats pour l'un de ces lacs, le lac Crosson, au pH variable de 5,2 au printemps et 6,8 en été, trouvent que les chironomides sont les plus nombreux avec une moyenne de 21 740 ind./m² et un pic de 51 695 ind./m² à la profondeur 0-6 m. Harvey et McArdle (1986) montrent que les chironomides dominent dans les lacs acides des Monts La Cloche (pH < 5,4) mais ils ne trouvent aucune relation entre la densité d'organismes et le pH. Raddum (1980) mentionne que les chironomides forment de 60 à 80% des invertébrés récoltés en milieu acide. Kelso et al. (1982) et Uutala (1982) confirment également leur dominance. Weiderholm et Eriksson (1977), dans leur étude du lac Trestickeln (pH 3,9 - 4,6), indiquent que les chironomides dominent à toutes les profondeurs et forment 68% du benthos littoral, 74% du sublittoral et 90% de la zone profonde. Bendell et McNicol (1982) notent l'existence d'une corrélation inverse entre le nombre de chironomides et, à la fois, le pH et l'alcalinité qu'ils jugent difficile à interpréter. Un sous échantillonnage en serait peut-être la cause.

Dans les six lacs de la région de Sudbury (pH entre 4,0 et 7,1), les seuls genres à être distribués dans tous les lacs appartiennent aux oligochètes et aux chironomides tendipédidés (Roff et Kwiatkowski, 1977).

<u>Chironomus riparius</u> semble être très résistant puisqu'il est récolté dans un étang acide à pH de 2,8 (Havas, 1981) et entre 3,0 et 5,0 (Jernelov et al., 1981). Dans l'étude de deux lacs des Adirondacks, Uutala (1981) indique que *Procladius* domine en abondance dans un lac au pH de 5,9 - 6,8, non affecté par l'acidification (39 et 53% de la production des chironomides). Les autres taxons sont *Pagastiella ostansa*, *Cricotopus* sp., *Heterotrissocladius changi* et *Dicrotendipes* sp. dans la zone peu profonde, et *Tanytarsus* sp., *Cladotanytarsus* sp. et *Polypedilum* sp., dans la zone

profonde. Dans l'autre lac, de pH de 4,5 à 5,3, la population de poissons a diminué en réponse à l'acidification du milieu; et *Chironomus anthracinus* y représente jusqu'à 92% de la production en chironomides. Viennent ensuite *Phaenopsectra* sp., *Chironomus* sp. et *Micropsectra*. La structure de la communauté de ce dernier lac est similaire à celle des lacs acidifiés scandinaves. De façon générale, la richesse spécifique décroît avec la profondeur dans les deux lacs.

Dans les études de Mossberg et Nyberg (1979), Wiederholm et Eriksson (1977) ainsi que Raddum et Saether (1981), on rapporte que *Phaenopsectra* et *Chironomus* sont les taxons les plus importants dans les lacs acides. Dans les étangs acides (pH: 3,0 à 5,0) des Territoires du Nord-Ouest, le chironomide rouge *Chironomus riparius* survit tandis que *Orthocladius consobrinus* préfère les étangs neutres ou alcalins (Jernelov et al., 1981). La composition spécifique des chironomides vivant dans les lacs de la région de Sault-Ste-Marie est semblable à celle des autres lacs du Bouclier canadien ou à celle des lacs oligohumiques (Kelso et al., 1982): *Polypedilum*, *Psectrocladius*, *Dicrotendipes* et *Chironomus salinarius* y sont typiques, tandis que *Heterotanytarsus*, *Zalutschia* et *Chironomus anthracinus* sont plus caractéristiques des lacs humiques au pH entre 4,8 et 5,7. Dans les lacs suédois, de différents niveaux d'acidité, les taxons *Chironomus anthracinus* et *Dicrotendipes* augmentent en abondance à un pH inférieur à 5,0 (Mossberg, 1979 dans Kelso et al., 1982). Tout comme pour d'autres insectes, la période de mue est la plus sensible (Belle, 1970).

<u>Effet de l'acidité sur les oligochètes</u>: Il semble que l'endobenthos généralement fouisseur soit mieux protégé du pH que les poissons, le plancton ou l'épibenthos (Collins et al., 1981). Les oligochètes comme les chironomides dominent en effet la population benthique en eau acide. Selon Singer (1981a), l'acidité agit sur la biomasse des oligochètes à grande profondeur; dans les lacs non acides, il y a de trois à quatre fois plus d'individus par m². A 0,5 m, on trouve plus d'oligochètes dans les lacs acides que non acides. Orciari et Hummon (1975) dans Singer (1981) remarquent que *Limnodrilus hoffmeisteri* dominent la population d'un lac acide (pH 4,0). Par ailleurs, Harvey et McArdle (1986) ne trouvent aucune relation entre le pH et la densité des oligochètes. Kelso et al. (1982) constatent que, bien que les oligochètes ne soient pas abondants, les tubificidés, qui sont tolérants aux milieux acides, sont présents dans une vaste gamme de pH. Les Naididés, par contre, ne sont récoltés que dans les lacs à pH supérieur à 5,6 et en zone littorale à des profondeurs inférieures à 5 m. En Floride, une étude réalisée par Crisman et al., (1980 dans Okland et Okland, 1986) montre une diminution significative des oligochètes dans des lacs acidifiés.

En général, la quantité et la qualité de la matière organique dans les sédiments semblent jouer un rôle déterminant dans la distribution des tubificidés plus que tout autre facteur physico-chimique. La variété d'espèces bactériennes responsables de la transformation de cette matière organique déterminera l'espèce d'oligochète et son abondance relative. Aussi tout facteur, réduisant l'activité bactérienne tel que l'acidité, limitera la population d'oligochètes (Hart et Fuller, 1974).

<u>Effet de l'acidité sur les crustacés et autres invertébrés benthiques</u>: On sait, depuis longtemps, que la distribution des crustacés est reliée au pH. En Norvège, l'abondance des populations de *Asellus aquaticus* est réduite à un pH inférieur à 5,2; elle n'est pas rencontrée à un pH de 4,8. L'espèce compétitrice *Gammarus lacustris* ne se rencontre jamais à un pH inférieur à 6,0 et rarement entre 6,0 et

6,4. Un pH neutre favorise *Gammarus* tandis qu'en milieu acide, il est remplacé par *Asellus* qui tolère une acidité plus grande et un enrichissement organique (Okland, 1980). Ce dernier est fortement représenté dans la zone littorale des lacs à pH de 4,7 - 5,5 (Andersson et al., 1980 dans Singer, 1981b), par contre, il devient rare à 4,3 - 4,8. Wiederholm et Eriksson (1977) suggèrent que ses limites de tolérance soient de l'ordre de 4,0 - 5,0. Quelques auteurs (Mills et Schindler, 1986; Okland, 1980; Okland et Okland, 1986) proposent que *G. lacustris* soit utilisé pour indiquer le début de l'acidification d'un lac. Des études en laboratoire ont établi le seuil létal de *G. pulex* comme étant situé à un pH inférieur ou égal à 5,0. En général, les organismes cherchent activement à fuir l'acidité (DeCosta, 1967; Borgstrom et Hendrey, 1976, dans Singer, 1981a). Les amphipodes sont absents du lac Flovatn en Norvège au pH de 5,66 - 6,21 (Hagen et Langeland, 1973). Dans un groupe de onze lacs de l'Ontario, Harvey et McArdle (1986) remarquent également l'absence des amphipodes dans trois des quatre lacs dont le pH est inférieur à 5,2. Les crustacés sont donc beaucoup plus sensibles à un pH faible que les larves d'insectes. Ils meurent rapidement lorsque le pH est inférieur à 4,5 (Havas, 1981). Finalement Fryer (1980) conclut que la diversité spécifique des crustacés diminue avec l'augmentation de l'acidité.

Par ailleurs, en Ontario, Dermott (1985) fait état d'une augmentation de la biomasse benthique dans la zone littorale d'un lac acide (5,3) du Bouclier Canadien. Il associe ce phénomène à l'abondance accrue de l'amphipode *Crangonyx richmondensis laurentianus*, espèce tolérante à l'acidité qui a su profiter de la disparition des poissons.

Finalement, on compte parmi les écrevisses, quelques sensibles à l'acidité. Ainsi, Okland et Okland (1986) mentionnent que chez *Astacus astacus*, la reproduction est affectée à partir d'un pH de 5,5. Sous ce niveau d'acidité, le taux de mortalité augmente au cours du développement embryonnaire et surtout au moment de l'éclosion. *Orconectes virilis* est également reconnu pour sa sensibilité (Mills et Schindler, 1986; Okland et Okland, 1986). On note chez cette espèce, une calcification réduite de l'exosquelette à un pH de 5,6. A pH 5,4, le recrutement est affecté et le nombre d'individus décroit de façon évidente. Mills et Schindler (1986) suggèrent l'utilisation de cette espèce en tant qu'espèce indicatrice d'un début d'acidification. Une synthèse des observations est présentée au Tableau 4.

On possède cependant très peu d'information sur les autres invertébrés benthiques. Nillsen (1980a) et Raddum (1980) rapportent la disparition de sangsues (Hirudinés) à un pH inférieur à 5,5 à cause d'une modification du bol alimentaire. Mills et Schindler (1986) mentionnent que les sangsues constituent un groupe potentiel pouvant servir d'indicateur à l'acidification des plans d'eau à des pH variant entre 6,0 et 5,0. Les sangsues se rencontrent dans tous les types d'habitats mais sont plus fréquentes en zone littorale rocheuse (0-1 m). Elles sont rares dans les lacs acides de tourbière. Les facteurs limitant leur distribution sont par ordre d'importance a) la disponibilité de la nourriture, b) la nature du substrat, c) la profondeur, d) le courant, e) la taille et la nature du plan d'eau, f) la dureté, le pH et la température, g) l'oxygène dissous, h) l'envasement et la turbidité et i) la salinité (Hart et Fuller, 1974). Leur distribution en fonction de la dureté, de l'alcalinité et du pH a reçu une attention particulière mais les résultats sont équivoques. Il semblerait qu'aucun de ces facteurs n'ait d'influence directe sur la distribution et l'abondance de ces organismes. Ils peuvent cependant agir sur les organismes dont elles dépendent et déterminer ainsi indirectement leur densité.

ISOLEMENT BIOGÉOGRAPHIQUE

L'impact de l'isolement biogéographique des poissons et du plancton a été étudié par Power et al. (1973), par Pope et al. (1973) et par Pope et Carter (1975) dans des lacs du bassin hydrographique de la rivière Matamek, près de Sept-Iles, au Québec. Ce bassin de drainage prend naissance sur le plateau du Labrador et traverse un escarpement raide jusqu'à la plaine de Champlain avant de rejoindre le golfe du Saint-Laurent. Sur le plateau, les lacs du réseau de tête sont, soit dépourvus de poissons, soit colonisés par une seule espèce, l'omble de fontaine. Dans la plaine de Champlain, les lacs renferment une grande variété de poissons dont l'éperlan arc-en-ciel et l'épinoche à trois épines, deux espèces planctivores.

Dans leur étude de l'influence de l'acidité et de certains facteurs de l'environnement sur la chaîne alimentaire de 50 lacs du Québec, Pope et al. (1985) mentionnent que l'isolement géographique représente le facteur primaire contrôlant la diversité ichtyologique. Ils émettent alors l'hypothèse que la glaciation du Wisconsin a dû influencer considérablement la colonisation par les poissons des lacs à relief accidenté des régions de Maniwaki, Gagnon et Sept-Iles; plusieurs de ces lacs sont sans poissons ou caractérisés par une communauté constituée de quelques espèces seulement. Dans la région de Maniwaki, les lacs de basse altitude sont habités par des associations d'espèces d'eau chaude dont la perchaude, le grand brochet *(Esox lucius)* et plusieurs centrarchidés. Les lacs de plus haute altitude abritent, au contraire, des espèces d'eau froide comme l'omble de fontaine et le touladi, lesquelles sont souvent associées au meunier noir *(Catostomus commersoni)* et aux ménés du genre *Chrosomus*.

Ils considèrent que, comparativement à l'ordre des lacs, l'altitude est le meilleur moyen de prédire la richesse spécifique d'une communauté ichtyologique. Ils ajoutent cependant que l'acidité et les limites physiques de l'habitat peuvent également contribuer au faible nombre d'espèces rencontrées dans quelques lacs de la région de Maniwaki.

Dans la plaine de Champlain, Pope et Carter (1975) ont pu définir trois types de lacs basés sur les communautés planctoniques qui y vivent. Les lacs ayant des poissons planctivores sont caractérisés par une forte densité de crustacés prédateurs et par une prédominance de petits herbivores. Le plancton des lacs où l'on ne retrouve que de l'omble de fontaine est constitué en majeure partie de gros cladocères, principalement *Daphnia pulex* et *Holopedium gibberum*. Les lacs dépourvus de poisson renferment, quant à eux, de petits herbivores et une forte densité de larves de *Chaoborus*, particulièrement *C. americanus*. Suivant cette classification, l'isolement biogéographique semble contrôler les communautés de poissons qui vivent dans ces lacs , lesquels déterminent à leur tour la structure des communautés planctoniques qui pourraient s'y établir. La structure de la communauté telle qu'établie par Pope et Carter (1975) est assez conforme, dans son ensemble, à celle prédite par les modèles trophiques, à l'exception des gros cladocères absents des lacs sans poissons peuplés de *Chaoborus*.

L'isolement biogéographique peut également avoir une influence directe sur la composition en espèces de la communauté planctonique. Dadswell (1974) a montré que la dispersion postglaciaire des crustacés *Mysis relicta, Pontoporeia affinis, Limnocalanus macrurus* et *Senecella calanoïdes* dans la vallée de la rivière Gatineau suit de près le tracé des rives du lac glaciaire Gatineau et de la mer Champlain. Carter et al. (1980) soulignent qu'un certain nombre d'espèces étiquetées "glacial opportunists" sont presque

Tableau 4. Sommaire des effets de l'acidité sur les crustacés.

TAXON	OBSERVATION	RÉFÉRENCE
Asellus aquaticus	Diminution de l'abondance à pH < 5,2; Abondant à pH 4,7 - 5,5 rare à pH 4,3 - 4,8	Okland, 1980 Singler, 1981b
	Limite de tolérance de l'ordre de pH 4,0 - 5,0	Wiederholm et Eriksson, 1977
Gammarus lacustris	Bon indicateur du début d'acidification	Mills et Schindler, 1986; Okland, 1980; Okland et Okland, 1986
Gammarus pulex	Seuil létal à pH ≤ 5,0 (laboratoire)	Singler 1981a
Amphipodes	Absence à pH 5,7 - 6,2	Hagen et Langeland, 1973
	Absence à pH < 5,2	Harvey et McArdle, 1986
Crangonyx richmondensis laurentianus	Augmentation de l'abondance à pH 5,3 (lacs sans poissons)	Dermott, 1985
Astacus astacus	Reproduction affectée à pH ≤ 5,5	Okland et Okland, 1986
Orconectes virilis	Calcification réduite à pH 5,6 Recrutement affecté et diminution de l'abondance Bon indicateur d'un début d'acidification	Mills et Schindler, 1986; Okland et Okland, 1986
Crustacés en général	Mortalité rapide à pH < 4,5	Havas, 1981
	Diminution de la diversité avec l'augmentation de l'acidité	Fryer, 1980

entièrement confinées à la région des lacs postglaciaires dans le nord-est de l'Amérique du Nord. En plus de *Limnocalanus* et *Senecella*, il inclut dans ce groupe, deux copépodes calanoïdes communs, *Diaptomus sicilis* et *D. ashlandi*.

ANOXIE HIVERNALE

Dodson (1970) et Sprules (1972) ont étudié, au Colorado, des étangs alpins situés à plus de 900 m d'altitude, dépourvus de poissons, et de faible profondeur (souvent inférieure à 1 m). L'absence de poissons était attribuée à des barrières géographiques, ou à des conditions de gel et d'assèchement. Plusieurs de ces étangs saisonnniers ("winterkill ponds") étaient dépourvus de larves de salamandre et de *Chaoborus* lesquelles hivernent au troisième ou quatrième stade de leur développement. Dans neuf des étangs étudiés par Dodson (1970), *Chaoborus* était remplacé par la larve du copépode prédateur *Diaptomus shoshone*.

Luecke et O'Brien (1983) ont décrit une situation similaire dans des étangs arctiques peu profonds près de la baie de Prudhoe, en Alaska. Dans ces étangs saisonniers dépourvus de poissons et de larves de *Chaoborus*, le zooplancton était dominé par les gros cladocères *Daphnia pulex* et *D. middendorffiana*; *Heterocope septentrionalis* s'est avéré le principal planctivore se nourrissant surtout de *D. pulex* et de *Bosmina longirostris*.

Schindler et Comita (1972) ont pu observer les conséquences d'une désoxygénation hivernale complète sur les poissons et invertébrés d'un petit lac sénescent du Minnesota. Les têtes-de-boule, les crapets verts et les barbottes noires (*Ictalurus melas*) ont disparu à la suite d'une baisse importante du niveau d'oxygène en février. Cette disparition a alors entraîné une prolifération de gros herbivores zooplanctoniques qui, à leur tour, ont fait diminuer la biomasse phytoplanctonique et augmenter la transparence de l'eau. Ils ont en effet constaté au printemps la disparition des espèces zooplanctoniques permanentes qui hivernent normalement au stade adulte telles que *Diaptomus siciloïdes*; ceci eut pour effet d'entraîner un changement de dominance des copépodes par les cladocères plus opportunistes.

L'augmentation de la pression alimentaire sur le phytoplancton modifia par la suite la transparence de l'eau et permit d'accroître la répartition en profondeur des macrophytes *Myriophyllum* et *Potamogeton*. Schindler et Comita (1972) dressent ainsi la liste des changements accompagnant la sénescence d'un lac eutrophe:

- une réduction de la profondeur due à la sédimentation fait disparaître l'hypolimnion et élimine toute stratification estivale;

- l'oxydation de l'interface vase-eau amène une réduction de la quantité de nutriments présents dans le milieu. Les algues myxophytes y sont remplacées par les petites chlorophytes et d'autres groupes moins importants;

- la désoxygénation hivernale, en éliminant plusieurs espèces qui, normalement passent l'hiver, peut induire le développement d'autres formes. La disparition des poissons planctivores permet, entre autres, aux grosses espèces zooplanctoniques de s'épanouir et de se substituer aux plus petites;

- la désoxygénation hivernale et l'accumulation de sulfure d'hydrogène dans le milieu tuent les poissons;

- une réduction de la concentration en nutriments sédimentaires et une prédation plus intensive de la part des grosses

espèces planctoniques sur le phytoplancton amènent une augmentation de la transparence de l'eau;

- les macrophytes puisant leurs ressources nutritives directement dans les sédiments, une augmentation de la transparence permet d'accroître la production primaire à de plus grandes profondeurs.

Cependant, Tonn et Magnuson (1982) rapportent qu'au contraire l'anoxie hivernale tend à chasser les communautés de centrarchidés de petits lacs peu profonds mais au profit cette fois des cyprinidés. Or, cette famille comprend des espèces planctivores reconnues pour leur grande voracité comparativement aux centrarchidés.

IMPACT DES FACTEURS BIOTIQUES ET ABIOTIQUES SUR LA STRUCTURE ET LES RELATIONS TROPHIQUES DES COMMUNAUTÉS PLANCTONIQUES ET BENTHIQUES: RÉTROSPECTIVE

Les différents modèles trophiques, expliquant les relations entre la structure de la communauté zooplanctonique et la prédation et ceux faisant intervenir la compétition et le partage des ressources entre chacune des composantes, ont été examinés dans les pages qui précèdent. Les modèles les plus anciens, comme par exemple ceux proposés par Brooks et Dodson (1965), mettent l'emphase sur l'importance des facteurs biotiques pour expliquer la structure de la communauté, tout en reconnaissant que les paramètres physico-chimiques, lorsqu'ils atteignent des valeurs extrêmes, peuvent devenir des facteurs limitants. D'autres modèles plus récents, prenant en considération le partage des ressources, reconnaissent que des différences dans les caractéristiques physiques et chimiques entraînent des différences dans les ressources alimentaires (phytoplancton et détritus) disponibles pour le zooplancton; ces différences se répercutent ensuite sur la composition spécifique de la communauté. Les facteurs physico-chimiques qui présentent un intérêt pour la présente analyse comprennent l'acidification naturelle et artificielle, l'isolement biogéographique et les conditions d'oxygénation en hiver (l'anoxie hivernale).

ACIDIFICATION DES LACS

L'acidification des lacs en Amérique du Nord est responsable des changements observés à la fois dans les propriétés biologiques et physico-chimiques des lacs. Les principaux changements d'ordre biologique ont été décrits précédemment et comprennent:

- une baisse dans les populations de poissons et des changements dans la composition spécifique à des pH variant de 6,0 à 4,0;

- la disparation des gros prédateurs zooplanctoniques à des pH variant de 6,0 à 4,0 (Tableau 5);

- des changements dans la composition spécifiques des grosses espèces de cladocères à des pH variant de 6,0 à 4,0 et leur disparition à des pH inférieurs à 4,3;

- une prolifération des rotifères et de changements dans leur composition en espèces;

- de légères différences dans la productivité et la biomasse phytoplanctonique;

- des changements dans la composition spécifique du phytoplancton à des pH inférieurs à 4,0.

Les effets toxiques directs de l'acidification des lacs sur la communauté de poissons devraient entraîner une baisse de la prédation auprès de la communauté zooplanctonique. La plupart des modèles trophiques (Brooks et Dodson, 1965; Dodson, 1970; Zaret, 1980) prédisent, dans ces condtions, une prédominance des grosses espèces de cladocères et de copépodes. Cependant, les gros cladocères comme les daphnies sont également sensibles à l'abaissement du pH et commencent à disparaître aux mêmes niveaux qui affectent normalement les poissons, probablement à cause des effets toxiques directs. Ceux-ci pourront être remplacés dans la communauté par des cladocères plus tolérants tels que *Daphnia catawba* ou *Holopedium gibberum*, deux espèces de taille intermédiaire.

En Europe, une baisse dans la prédation par les poissons a été associée à la prédominance de grosses espèces de copépodes herbivores dans la communauté planctonique. Dans l'est de l'Amérique du Nord, l'espèce dominante dans le zooplancton est habituellement le petit copépode herbivore *Diaptomus minutus*, et cette situation ne semble pas changer avec l'acidification du milieu.

L'hypothèse de la prédation complémentaire ("complementary predation") de Dodson (1970) et le modèle prédateur-clé modifié ("modified Keystone predator") de Zaret (1980) suggèrent que les gros prédateurs zooplanctoniques tels que *Epischura lacustris* et *Leptodora kindtii* devraient prédominer lorsque la pression prédatrice est modérée. Dans ces conditions, les gros prédateurs zooplanctoniques ne devraient pas être éliminés par la prédation des poissons mais plutôt favorisés par le remplacement progressif des gros crustacés et rotifères herbivores par des espèces plus petites. Cependant, l'étude des communautés zooplanctoniques des lacs acidifiés dans l'est de l'Amérique du Nord semble plutôt indiquer que les gros prédateurs zooplanctoniques sont les premiers à disparaître avant que les populations normales de petits crustacés et rotifères ne commencent à décliner.

Les modèles proposés par Zaret (1980) mentionnent également que les petits crustacés et rotifères prédateurs devraient atteindre leur maximum de densité lorsque la prédation par les poissons est à son niveau le plus élevé. Les recherches effectuées en Amérique du Nord sur les précipitations acides indiquent cependant que les petits prédateurs tels que *Tropocyclops prasinus mexicanus* et *Asplanchna priodonta* sont généralement absents des lacs acidifiés et cela même si de petits crustacés et rotifères dominent dans les communautés zooplanctoniques.

L'hypothèse du rendement-taille ("size efficiency") émise par Brooks et Dodson (1965) suggère que la structure de la communauté zooplanctonique, qui est elle-même déterminée par la prédation sélective des poissons planctivores, contrôle également la biomasse de la communauté phytoplanctonique. On pense que la filtration du nanoplancton et du phytoplancton plus gros, par les crustacés et rotifères de petite taille, est réduite en efficacité et que, par conséquent, la biomasse de la communauté phytoplanctonique tend à être plus grande dans les lacs où la prédation sélective selon la taille ("size-selective predation") est importante. D'autres hypothèses comme celles des chaînes alimentaires de Sprules (1980) ou des stratégies de cycle de développement ("life history strategies") de Lynch (1980) assument que ce sont les facteurs physico-chimiques qui contrôlent la structure de la communauté phytoplanctonique qui, en retour, influence celle de la communauté zooplanctonique. Sprules (1980) reconnaît deux catégories de consommateurs primaires parmi le zooplancton:

- les microfiltreurs qui se nourrissent d'abord de bactéries et de particules

Tableau 5. Variation de la dominance dans la communauté zooplanctonique selon l'acidification des lacs.

pH 6,0 4,0	pH 4,0 3,0
Perte de prédateurs zooplanctoniques de grande taille	
Leptodora kindtii *Epischura* sp.	
Apparition de prédateurs zooplanctoniques de petite taille	
Polyphemus pediculus	
Changement des cladocères de grande taille	Disparition des cladocères de grande taille
Daphnia pulex *D. galeata* par *D. catawba* *D. retrocurva* par *Holopedium gibberum* *D. longiremis* *D. dubia*	

détritiques d'une taille de 10 µm et moins, produites dans les lacs les plus productifs, riches en phytoplancton (colonies d'algues bleues, diatomées, dinoflagellés);

- les macrofiltreurs qui montrent une préférence pour le nanoplancton de taille supérieure à 10 µm caractéristique des lacs moins productifs.

Les études d'impact de l'acidification des lacs sur la communauté phytoplanctonique fournissent des résultats contradictoires, mais selon plusieurs indications, une acidification modérée (pH supérieur à 5,0) produit peu d'effet sur la productivité primaire totale, la biomasse ou les dominances spécifiques. D'autre part, si une acidification sévère (pH 4,0) entraîne des changements majeurs dans la composition spécifique en faveur de groupes généralement dédaignés comme les dinoflagellés, l'on peut s'attendre à ce que l'acidification soit plus profitable aux microfiltreurs.

Le modèle de la stratégie du cycle de développement ("life history strategy") de Lynch (1980) établit un lien entre la structure de taille de la communauté zooplanctonique et la productivité du phytoplancton. En l'absence de prédation sélective et en milieu productif, le modèle de Lynch prédit une dominance des espèces et de génotypes de grande taille. En milieu moins productif, cependant, les petites espèces ont un taux de croissance plus élevé que les espèces plus grosses et sont plus compétitives. Encore une fois, les études effectuées dans l'est de l'Amérique du Nord sur les communautés phytoplanctoniques des lacs acidifiés fournissent des conclusions souvent opposées quant aux impacts de l'acidification sur la productivité. Cependant, si l'acidification d'un lac est un processus oligotrophique qui entraîne des déplacements vers les groupes ordinairement moins comestibles, alors les espèces herbivores zooplanctoniques plus petites seraient avantagées par rapport aux espèces plus grosses dans un milieu acidifié, indépendamment du niveau de prédation par les poissons.

ISOLEMENT BIOGÉOGRAPHIQUE

L'isolement biogéographique a probablement une influence considérable sur la répartition des poissons dans les lacs de tête au Québec, souvent les plus sensibles à l'acidification. L'isolement biogéographique entraîne une diminution du nombre d'espèces vivant dans ces lacs, réduisant ainsi la concurrence interspécifique pour l'utilisation des ressources. Les espèces dont les exigences alimentaires sont moins spécifiques sont, dans ce contexte, moins tentées de s'en prendre à la communauté zooplanctonique.

On s'attend également à ce que l'isolement biogéographique des lacs de tête au Québec favorise des espèces dont le régime alimentaire est diversifié. Plusieurs espèces potentiellement planctivores telles que l'éperlan arc-en-ciel, le grand corégone *(Coregonus clupeaformis)*, l'omble chevalier et l'épinoche sont exclues des lacs d'altitude à cause de leur inaptitude à pénétrer les cours d'eau de niveau supérieur et à coloniser les eaux de tête. Par contre, les espèces dont le régime alimentaire est plus général, comme l'omble de fontaine ou qui se nourrissent de benthos comme les catostomes, effectuent, durant la période de fraie, des profondes migrations et leurs juvéniles montrent une préférence marquée pour les cours d'eau de niveau supérieur. On s'attend donc à ce que ces espèces soient plus communes dans les lacs de hautes altitudes.

D'une manière générale, il est permis de conclure que l'isolement biogéographique a pour effet de réduire la prédation par les poissons dans les lacs de tête et dans les lacs de haute altitude, ce qui devrait favoriser les plus gros herbivores zooplanctoniques. Les gros prédateurs zooplanctoniques devraient être quand même bien représentés lorsque la prédation est modérée et être présents même en l'absence de toute prédation par les poissons. Dans ces conditions, les insectes prédateurs, tels que les *Chaoborus*, devraient constituer une partie importante de la chaîne alimentaire planctonique.

Dans certaines circonstances particulières, l'isolement biogéographique pourra favoriser la prédation par les poissons lorsqu'une espèce planctivore accède à un lac tout en laissant ses prédateurs derrière. L'absence éventuelle de poissons prédateurs tels que le grand brochet, le touladi et l'achigan à petite bouche, *Micropterus dolomieui*, dans de petits lacs de tête isolés, pourrait en effet permettre à une espèce planctivore de proliférer au point d'accroître, par le biais de la compétition intraspécifique, la pression prédatrice sur la communauté zooplanctonique.

On traite finalement assez peu, dans la littérature sur l'acidification des cours d'eau, de la colonisation des lacs acidifiés par les espèces tolérantes ou acidophiles. De toute évidence, les insectes ayant un stade adulte ailé devraient être avantagés par rapport aux poissons ou aux autres invertébrés. La colonisation des lacs biogéographiques isolés par les poissons tolérants à l'acidité et par les invertébrés n'ayant pas de stade aérien ailé doit s'effectuer beaucoup plus lentement que dans les lacs accessibles à un plus grand nombre d'espèces.

ANOXIE HIVERNALE

Les étangs et les lacs de tête peu profonds, spécialement ceux formés dans des bassins dont la roche-mère affleure au sommet des montagnes, s'acidifient plus rapidement que les autres lacs. Ces mêmes lacs peu profonds offrent souvent, au cours de l'hiver, des conditions anoxiques, particulièrement s'ils sont sujets à un englacement prolongé comme c'est le cas pour les lacs d'altitude ou les lacs du Nouveau-Québec. Il existe cependant peu de références dans la littérature quant aux effets de ces conditions hivernales particulières sur les communautés aquatiques.

Toutefois, l'étude de la chaîne alimentaire de 50 lacs répartis dans quatre régions du Québec n'a pas permis à Pope et al. (1985) d'établir de relation entre les communautés biologiques observées et l'anoxie hivernale des lacs peu profonds (profondeur maximale inférieure à 4,5 m).

Mentionnons enfin que c'est parce que les communautés biologiques des lacs peu profonds peuvent être sévèrement affectées par l'anoxie hivernale et d'autres facteurs que Kelso et al. (1982), dans leur étude sur les effets de l'acidification des lacs dans la région de Sault-Ste-Marie, ne sélectionnent que des lacs de plus de 3 m de profondeur.

REMERCIEMENTS

Les auteurs tiennent à remercier Madame Bernadette Pinel-Alloul de l'Université de Montréal ainsi que Madame Dolors Planas de l'Université du Québec à Montréal qui ont effectué la révision du manuscrit. Nous tenons également à remercier Madame

Réjeanne Camirand pour la coordination dans l'édition du document. De plus, nos remerciements s'adressent à Mesdames Nancy Ambut et Francine Roy du Ministère Pêches et Océans pour la dactylographie et la relecture complète du document.

REFERENCES

Allard, M. and G. Moreau, 1986. Influence of acidification and aluminium on the density and biomass of lotic benthic invertebrates. Water Air Soil Pollut., 30: 673-679.

Allison, W.R. and H.H Harvey, 1981. Methods for assessing the benthos of acidifying lakes. In: Effects of acidic precipitation on benthos. R. Singer (ed.) Proc. of a regional symposium on benthic biology, North American Benthological Society, Hamilton, N.Y.

Almer, B., W. Dickson, C. Ekstrom, E. Hornstrom and U. Miller, 1974. Effects of acidification of Swedish lakes. Ambio 3: 330-336.

Anderson, R.S., 1977. Rotifer populations in mountain lakes relative to fish and species of copepods present. Arch. Hydrobiol., Beih. Ergebn. Limnol. 80: 130-134.

Anderson, R.S., 1980. Relationship between trout and invertebrate species as predators and the structure of the crustacean and rotiferan plankton in mountain lakes. In: W.C. Kerfoot (ed.), evolution and ecology of zooplankton communities. Special Symposium Vol. 3 Am. Soc. Limnol. Oceanogr. Univ. Press of New England, Hanover, 793 p.

Anderson, R.S. and L.G. Roosevelt, 1974. Gammarus and Chaoborus predation. Canadian Wildlife Service Occasional Paper No. 18. Ottawa, 24 p.

Anderson, G., H. Berggren, G. Cronberg and C. Gelin, 1978. Effect of planktivorous and benthivorous fish on organisms and water chemistry in eutrophic lakes. Hydrobiologia 59: 9-15.

Bay, E.C., 1974. Predator-prey relationships among aquatic insects. Annual Review of Entomology 19: 441-453.

Bell, H.L. and A.V. Nebeker, 1969. Preliminary studies on the tolerance of aquatic insects to low pH. J. Kans. Entomol, Soc. 42: 230-237.

Bell, H.L., 1970. Effects of pH on the life cycle of the midge Tanytarsus dissimilis. The Can. Entomol. 102: 636-639.

Bell, H.L., 1971. Effect of low pH on the survival and emergence of aquatic insects. Water Research 5: 313-319.

Bendell, B.E. and D.K. McNicol, 1982. Effects of acidic precipitation on waterfowl populations in northern Ontario. I. Relationships between macroinvertebrate and fish faunas in small headwater lakes in the Ranger Lake area. Can. Wildlife Service, Ontario region, LRTAP Program, Ottawa, 51 p.

Bendell, B.E., D.K. McNicol and R.K. Ross, 1983. Effects of acidic precipitation on waterfowl population in north Ontario. II. Fish community association in small lakes in the Ranger Lake Area, their relationships to chemical and physiographical variables, and their implications for waterfowl productivity. Canada Wildlife Service, Ontario Region, LRTAP Program, Ottawa, 61 p.

Borgstrom, R. and G.R. Hendrey, 1976. pH tolerance of the first larval stages of Lepiderus arcticus (Pallas) and adult Gammarus lacustris G.O. Sars. Internal Report 22/76, SNSF Project, Oslo-As, Norway, 37 p.

Brooks, J.L. and S.I. Dodson, 1965. Predation, body size and composition of plankton. Sciences 150: 28-35.

Brooks, J.L. 1969. Eutrophication and changes in the composition of zooplankton. In: Eutrophication: causes consequences, correctives. Proc. Nat. Aca. Sciences, Washington.

Carter, J.C.H., M.J. Dadswell, J.C. Roll and W.G. Sprules, 1980. Distribution and zoogeography of planktonic crustaceans and dipterans in glaciated eastern North America. Can. J. Zool. 58: 1355-1387.

Collins, N.C., A.P. Zimmerman and R. Knoechel, 1981. Comparison of benthic infauna and epifauna in acidified and nonacidified Ontario lakes. In: Effects of acide precipitation on benthos. R. Singer (ed), proceedings of a regional symposium on benthic biology, North American Benthological Society, Hamilton, New-York.

Cooper, S.D. and D.W. Smith, 1982. Competition, predation and the relative abundance of two species of Daphnia. J. Plank. Res. 4: 859-879.

Confer, J.L., T. Kaaret and G.E. Likens, 1983. Zooplankton diversity and biomass in recently acidified lakes. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 40: 36-42.

Crisman, T.L., R.L. Schulze, P.L. Brezonik et S.A. Bloom, 1980. Acid precipitation: The biotic response in Florida lakes pp.: 296-297. In: D. Drablos and A. Tollan (eds), Proc. Int. Conf. Ecol. Impact Acid Precip., Norway, 383 p.

Dadswell, M.J. 1974. Distribution, ecology and postglacial dispersal of certain crustaceans and fishes in eastern North America. Nat. Mus. Can. Publ. Zool. No. 11. 108 p.

De Costa, H.H. 1967. Responses of Gammarus pulex (L.) to modified environment. II. Reactions to abnormal hydrogen ion concentrations. Crustaceana 13: 1-10.

Dermott, R.M. 1985. Benthic fauna in a series of lakes displaying a gradient of pH. Hydrobiologia, 128: 31-38.

Dills, G. and D.T. Rogers., 1974. Macroinvertebrate community stucture as an indicator of acid mine pollution. Environ. Pollut. 6: 239-262.

Dodson, S.I., 1970. Complementary feeding niches sustained by size-selective predation. Limnol. Oceanogr. 15: 131-137.

Dodson, S.I., 1974. Zooplankton competition and predation: An experimental test of the size efficiency hypothesis. Ecology 55: 605-613.

Dodson, S.I., 1979. Body size patterns in arctic and temperature zooplancton. Limnol. Oceanogr. 24: 940-949.

Drenner, R.W., S.T. Threlkeld and M.D. McCracken, 1986. Experimental analysis of the direct and indirect effects of an omnivorous filter-feeding clupeid on plankton community structure. Can. J. Fish. Aquat. Sci., 43: 1935-1945.

Eilers, J.M., R. Berg and G.E. Glass, 1981. Sensitivity of aquatic organisms to acidic environments. U.S. Environmental Protection Agency, Environmental Research Laboratory, Duluth, Minnesota, 50 p.

Ellis, R.A. and J.H. Borden, 1970. Predation by Notonecta undulata on larvae of the yellow fever mosquito. Ann. Entomol. Soc. Am. 63: 963-973.

Elmore, J.L., D.S. Vodopich and J.J. Hoover, 1983. Selective predation by bluegill sunfish (*Lepomis macrochirus*) on three species of *Diaptomus* (Copepoda) from subtropical Florida. J. Freshw. Ecol., 2: 183-192.

Eriksson, M.O.G., L. Henrickson, B.I. Nilsson, G. Nyman, H.G. Oscarson, A.E. Stenson and K. Larsson, 1980. Predator-prey relations important for the biotic changes in acidified lakes. Ambio. 9: 248-249.

Fedorenko. A.Y., 1975. Feeding characteristics and predation impact of Chaoborus (Diptera, Chaoboridae) larvae in a small lake. Limnol. Oceanogr., 20: 250-258.

Fiance, S.B., 1978. Effects of pH on the biology and distribution of Ephemerella funeralis (Ephemeroptera). Oikas 31: 332-339.

Findlay, D.L. and S.E.M. Kasian, 1986. Phytoplankton community responses to acidification of lake 223. Experimental Lake Area, Northwerstern Ontario. Water Air Soil Pollut., 30: 719-726.

Fryer, G. 1980. Acidity and species diversity in freswater crustacean faunas. Freswater Biology 10: 41-45.

Galbraith, M.J., R., 1982. Population dynamics of Chaoborus and zooplankton in a small lake before and after the introduction of fish. Fisheries Research Report No. 1891. Fisheries Division, Michigan Dept. of Natural Resources, Lansing, 24 p.

Galbraith, M.G. Jr., 1967. Size-selective predation on Daphnia by rainbow trout and yellow perch. Trans Amer. Fish. Soc. 96: 1-10.

Geelen, J.F.M. and R.S.E.W. Leuven, 1986. Impact of acidification on phytoplankton and zooplankton communities. Experentia, 42: 486-494.

Gilbert, J.J. and K.G. Bogdan. 1984. Rotifer grazing: in situ studies on selectivity and rates. pp. 97-133. In: D.G. Meyers and J.R. Rudi (ed), Trophic interactions within aquatic ecosystems. AAAS Symposium. Westview Press. Inc., Boulder, Colorado, 472 p.

Grahn, O., H. Hultberg and L. Landner, 1974. Oligotrophication: A self-accelerating process in lakes subjected to excessive supply of acid substance. Ambio 3: 93-94.

Hagen, A. and A. Langeland, 1973. Polluted snow in southern Norway and the effect of the meltwater on freshwater and aquatic organisms. Environmental Pollution 5: 45-57.

Haines, T.D., 1981. Acid precipitation and its consequences for aquatic ecosystems: a review. Trans. Amer. Fish. Soc. 110: 669-707.

Hall, D.J., W.E. Cooper and E.E. Werner, 1970. An experimental approach to the production dynamics and structure of freshwater communities. Limnology and Oceanography 15: 839-928.

Hall, D.J., S.T. Threlkeld, C.W. Burns and P.H. Crowley, 1976. The size-efficiency hypothesis and the size-structure of zooplankton communities. Ann. Rev. Ecol. Syst. 7: 177-208.

Hall, R.J. and G.E. Likens, 1980. Ecological effects of experimental acidification on a stream ecosystem. In: D. Drablos and A. Tollan, (eds), "Proc. Int. Conf. Ecol. Impact Acid Precip.," pp. 375-376. SNSF Project, Norway.

Hansen, M.J. and D.H. Wahl, 1981. Selection of small *Daphnia pulex* by yellow perch fry in Oneida lake, New York. Trans. Amer. Fish. Soc., 110: 64-71.

Hart, C.W., Jr., and S.L.H. Fuller, 1974. Pollution ecology of freswater invertebrates. Academic Press, New York, New York.

Harvey, H.H. and J.M. McArdle, 1986. Composition of the benthos in relation to pH in the La Cloche lakes. Water Air Soil. Pollut., 30: 529-536.

Havas, M., 1981. Physiological response of aquatic animals to low pH. In: Effects of acid precipitation on benthos. R. Singer (ed) Proc. of a regional symposium on benthic biology, North American benthological survey, Hamilton, N.Y.

Hecky, R.E. 1984. African lakes and their trophic efficiencies: a temporal perspective. pp. 405-448. In: D.G. Meyers and J.R. Rudi (ed), Trophic interactions within aquatic ecosystems. AAAS Symposium. Westview Press Inc., Boulder, Colorado, 472 p.

Hendrey, G.R. and R.F. Wright, 1976. Acid precipitation in Norway: effects on aquatic fauna. J. Great Lakes Res. 2: 192-207.

Henriksen, A. and R.F. Wright, 1977. Effects of acid precipitation on a small acid lake in southern Norway. Nordic Hydrology 8: 1-10.

Henrikson, L. and H.G. Oscarson, 1978. Fish predation limiting abundance and distribution of *Glaenocorisa p. propinqua*. Oikos 31: 102-105.

Herbert, P.D. and J.M. Loaring, 1980. Selective predation and the species composition of arctic ponds. Can. J. Zoo. 58: 422-426.

Hermann, J. and K.G. Anderson, 1986. Aluminium impact on respiration of lotic mayflies at low pH. Water Air Soil Pollut., 30: 703-709.

Hillbricht-Ilkowska, A., 1977. Trophic relations and energy flow in pelagic plankton. Pol. Ecol. Stud. 3: 3-98. Polish Ecological Studies, National Science Library at U of T.

Hrbacek, J., 1962. Species composition and the amount of zooplankton in relation to the fish stock. Rozpr. C.S.A.V. roda M.D.V. 72/10: 1-14.

Hutchinson, B., 1971. The effect of fish predation on the zooplankton of the Adirondack lakes, with particular reference to the alewife, *Alosa pseudoharengus*. Trans. Amer. Fish. Soc. 2: 325-335.

James, H.G., 1965. Predators of *Aedes atropalpus* (Coq) and of other mosquitoes breeding in rock ponds in Ontario. Can. J. Zool. 43: 155-159.

Janicki, A. and J. DeCosta, 1979. A multivariate analysis of the crustacean plankton community of an acid reservoir. Arch. Hydrobiol. 85: 465-481.

Jenkins, D.W., 1964. Pathogens, parasites and predators of medically important arthropods, annotated list and bibliography. Supplement to Vol. 30, Bull. WHO 30: 1-150.

Jensen, J. and E. Snekvik, 1972. Low pH levels wipe out salmon and trout populations in southernmost Norway, Ambio, 1: 223-225.

Jernelov, A., B. Nagell and A. Svenson, 1981. Adaptation to an acid environment in *Chironomus riparius* (Diptera, Chironomidae) from Smoking Hills, N.W.T., Canada. Holarct. Ecol. 4: 116-119.

Johnson, D.M. and P.H. Crowley, 1980. Odonate "Hide and Seek". Habitat Specific Rules? pp. 569-579. In: W.C. Kerfoot (ed), Evolution and ecology of zooplankton communities. Special Symposium Vol. 3. Am. Soc. Limnol. Oceanogr. Univ. Press. of New England, Hanover, 793 p.

Kelso, J.R.M., R.L. Love, J.H. Lipsit and R.M. Dermott, 1982. Chemical and biological status of headwater lakes in the Sault-Ste-Marie District, (Ontario). Chapter 8. pp. 165-207. In: F.M. D'itri (ed), Acid Precipitation: effects on ecological systems.

Kerfoot, W.C. 1977. Competition in cladoceran communities: The cost of evolving defenses against copepod predation. Ecology 58: 303-313.

Kerfoot, W.C. and W.R. DeMott, 1980. Foundations for evaluating community interactions: the use of enclosures to investigate coexistence of *Daphnia* and *Bosmina*, pp. 725-741. *In*: W.C. Kerfoot (ed), Evolution and ecology of zooplankton communities. Special Symposium Vol. 3. Am. Soc. Limnol. Oceanogr. Univ. Press. of New England, Hanover, 793 p.

Kerfoot, W.C. and W.R. DeMott. 1984. Food web dynamics: dependent chain and vaulting. pp. 347-382. *In*: D.G. Meyers and J.R. Rudi (ed), Trophic interactions within aquatic ecosystems. AAAS Symposium. Westview Press Inc., Boulder, Colorado, 472 p.

Kettle, D. and W.S. O'Brien, 1978. Vulnerability of arctic zooplankton species to predation by small lake trout (*Salvelinus namaycush*). J. Fish. Res. Board Can. 35: 1495-1500.

Kwiatkowski, R.E. and J.C. Roff, 1976. Effects of acidity on the phytoplankton and primary productivity of selected northern Ontario lakes. Can. J. Bot. 54: 2546-2561.

Lane, P.A., M.J. Klug and L. Louden, 1976. Measuring invertebrate predation in situ on zooplankton assemblages. Trans. Amer. Micros. Soc., 95: 143-155.

Lane, P.A., 1979. Vertebrate and invertebrate predation intensity on freswater zooplankton communities. Nature, 280: 391-393.

Langeland, A., 1982. Interactions between zooplankton and fish in a fertilized lake. Holarct. Ecol. 5: 273-310.

Langlois, C., Y. Vigneault, L. Désilets, A. Nadeau et M. Lachance. 1983. Evaluation des effets de l'acidification sur la physico-chimie et la biologie des lacs du Bouclier canadien (Québec). Rapp. tech. can. sci. halieut. aquat. No. 1233: xii + 129 p.

Leivestad, H., G. Hendrey, I.P. Muniz and E. Snekuik, 1976. Effects on acid precipitation on freshwater organisms. pp. 86-111. *In*: F.H. Brackke (ed), Impact of acid precipitation on forest and freshwater ecosystems in Norway. Res. Rep. 6176.

Lewis, W.M., 1977. Feeding selectivity of a tropical *Chaoborus* population. Freshwater Biol. 7: 311-325.

Liem, K.F., 1984. Functional versatility, speciation, and niche overlap: are fishes different? pp. 269-305. *In*: D.G. Meyers and J.R. Rudi (ed), Trophic interactions within aquatic ecosystems. AAAS Symposium. Westview Press Inc., Boulder, Colorado, 472 p.

Luecke, C. and W.J. O'Brien, 1983. The effect of *Heterocope* predation on zooplankton communities in arctic ponds. Limnol. Oceanogr. 28: 367-377.

Lynch, M., 1980. Predation, enrichment, and the evolution of cladoceran life histories: a theoretical approach. *In*: W.C. Kerfoot (ed), evolution and ecology of zooplankton communities. Special Symposium 3. Amer. Soc. Limnol. Oceanogr. University Press of New England, Hanover, 793 p.

Macan, T.T., 1965. Predation as a factor in the ecology of water bugs. J. Anim. Ecol. 34: 691-698.

Macan, T.T., 1966. The influence of predation on the fauna of a moorland fishpond. Arch. Hydrobiol. 61: 432-452.

Macan, T.T., 1976. A twenty-one year study of the water bugs in a moorland fishpond. J. Anim. Ecol. 45: 913-922.

Macan, T.T., 1977a. The influence of predation on the composition of freshwater animal communities. Bio. Rev. 52: 45-70.

Macan, T.T., 1977b. A twenty-one year study on the fauna in the vegetation of a moorland fishpond. Arch. Hydrobiol. 81: 1-24.

Malley, D.F., D.L. Findlay and P.S.S. Chang, 1982. Ecological effects of acid precipitation on zooplankton. pp. 297-317. In: F.M. D'itri (ed), Acid Precipitation: effects on ecological Systems.

Malley, D.F., and P.S.S. Chang, 1986. Increase in abundance of Cladocera at pH 5.1 in experimentally-acidified lake 223, Experimental Lakes Area, Ontario. Water Air Soil Pollut., 30: 629-638.

McKillop, W.B. and A.D. Harrison, 1972. Distribution of aquatic gastropods across an interface between the Canadian Shield and limestone formations. Can. J. Zool. 50: 1433-1445.

Meyers, D.G. 1984. Habitat shifting, feeding mode versatility, and alternate resource exploitation by herbivorous cladoceran zooplankton in a montane lake. pp. 309-345. In: D.G. Meyers and J.R. Rudi (ed), Trophic interactions within aquatic ecosystems. AAAS Symposium. Westview Press. Inc., Boulder, Colorado, 472 p.

Mills, K.H. and D.W. Schindler, 1986. Biological indicators of lake acidification. Water Soil Pollut., 30: 779-789.

Mossberg, P., 1979. Production of zoobenthos in Lake Vitalampa. Biol. Res. Rep. Univ. Jyvaskyla 19: 32-35.

Mossberg, P. and Nyberg, 1979. Bottom fauna of small acid forest lake. Rep. Inst. Freshw. Res., Drottningholm 58: 77-86.

Neill, W.E., 1978. Experimental studies on factors limiting colonization by *Daphnia pulex* Leydig of coastal montane lakes in British Columbia. Can. J. Zool. 56: 2498-2507.

Neill, W.E. and A. Peacock, 1980. Breaking the bottleneck: Interactions of invertebrate predators and nutrients in oligotrophic lakes. In: W.C. Kerfoot (ed), Evolution and ecology of zooplankton communities. pp. 715-724. Am. Soc. Limnol. Oceanogr.Spec. Symp. 3. Univ. Press of New England, Hanover 793 p.

Neill, W.E. 1981. Impact of *Chaoborus* predation upon structure and dynamics of a crustacean zooplankton community. Oecologia 48: 164-177.

Nero, R.W. and D.W. Schindler, 1983. Decline of *Mysis relicta* during the acidification of Lake 223. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 40: 1905-1911.

Nero, R.W. and W.G. Sprules, 1986. Zooplankton species abundance and biomass in relation to occurence of *Mysis relicta* (Malacostraca: Mysidacae). Can. J. Fish. Aquat. Sci., 43: 420-434.

Nilssen, J.P., 1980a. Acidification of freshwater and limnetic organisms: complex biotic interactions of statistics? In: D. Drablos and A. Tollan (eds), Proc. Int. Conf. Ecol. Impact Acid Precip. Norway (1980), SNSF Project, 383 p.

Nilssen, J.P., 1980b. Acidification of a small watershed in southern Norway and some characteristics of acidic aquatic environments. Int. Rev. Gesamten Hydrobiol. 65: 177-207.

Nilsson, N. and B. Pejler, 1973. On the relationship between fish fauna and zooplankton composition in north Swedish lakes. Rep. Inst. Freswater Res. Drottningholm 53: 51-77.

Northcote, T.G., C.J.Walters and J.M.B. Hume, 1978. Initial impacts of experimental fish introductions on the macrozooplankton of small oligotrophic lakes. Verh. Internat. Verein. Limnol. 20: 2003-2012.

O'Brien, W.J., B.I. Evans and G.L. Howick, 1986. A new view of the predation cycle of a planktovorous fish, white crappie (*Pomoxis annularis*). Can. J. Fish. Aquat. Sci., 43: 1894-1899.

Okland, J. 1969. Distribution and ecology of the freswater snails (Gastropoda) of Norway. Melacologia 9: 143-151.

Okland, J., 1980. Environment and snails (Gastropoda): Studies of 1000 lakes in Norway. *In*: Drablos, D. and A. Tollan (eds), ecological impact of acid precipitation. Proc. Int. Ecol. impact acid precip. Norway (1980). SNSF project.

Okland, J. and K.A. Okland, 1980. pH level and food organisms for fish: studies of 1000 lakes in Norway. In: D. Drablos and A. Tollan (eds), Ecological impact of acid precipitation. Proc. Int. Conf. Ecol. impact acid precip. Norway (1980). SNSF project.

Okland, K.A., 1980. Mussels and crustaceans: Studies of 1000 lakes in Norway. *In*: D. Drablos and A. Tollan (eds), Ecological impact of acid precipitation. Proc. Int. Conf. Ecol. impact acid precip. Norway (1980). SNSF project.

Okland, J. and K.A. Okland, 1986. The effets of acid deposition on benthic animals in lakes and streams. Experentia, 42: 471-486.

Olrik, K., S. Lundoer and K. Rasmussen, 1984. Interactions between phytoplankton, zooplankton, and fish in the nutrient rich shallow lake Hjarbaek fjord, Denmark. Int. Revue ges. Hydrobiol. 69: 389-405.

Orciari, R.D. and W.D. Hummon, 1975. A comparison of benthic oligochaete population in acid and neutral lentic environments in southeastern Ohio. Ohio. J. Sci. 75: 44-49.

Paine, R.T., 1966. Food web complexity and species diversity. American Naturalist 100: 65-75.

Paffenhofer, G.-A., 1984. Calanoid copepod feeding: grazing on small particles. pp. 75-95. *In*: D.G. Meyers and J.R. Rudi (ed), Trophic interactions within aquatic ecosystems. AAAS Symposium. Westview Press Inc., Boulder Colorado, 472 p.

Parsons, J.D., 1968. The effets of acid strip-mine effluents on the ecology of a stream. Arch. Hydrobiol. 65: 25-30.

Parsons, J.D., 1976. Effects of acid-mine wastes on aquatic ecosystems. *In*: Proceedings of the First International Symposium on acid precipitation and the forest ecosystem. USDA Forest Service Tech. Rep. NE23 pp. 571-595.

Pastorak, R.A., 1980. Selection of prey by Chaoborus larvae: a review and new evidence for behavioral flexibility. 538: *In*: W.C. Kerfoot (ed), Evolution and ecology of zooplankton communities. Special Symposium 3. Amer. soc. Limnol. Oceanogr. University Press of New England, Hanover, 793 p.

Pennak, R.W., 1946. The dynamics of freswater plankton populations. Ecol. Monogr. 16: 339-356.

Pope, G.F., J.C.H. Carter and G. Power, 1973. The influence of fish on the distribution of Chaoborus spp. (Diptera), and density of larvae in the Matamek River system, (Québec). Trans. Amer. Fish. Soc. 102: 707-714.

Pope, G.F. and J.C.H. Carter, 1975. Crustacean plankton communities of the Matamek River system and their variation with predation. J. Fish. Res. Board Can. 32: 2530-2535.

Pope, G.F., M.-C. Tarissants et R. Fontaine, 1985. Utilisation de modèles trophiques et de la structure des communautés planctoniques pour déterminer les effets de l'acidité et de facteurs environnementaux particuliers sur la chaîne alimentaire dans des lacs du Québec. Volume 2: Rapport de IEC Beak au ministère des Pêches et des Océans. 165 p. + annexes.

Power, G., G.F. Pope and B.W. Coad, 1973. Postglacial colonization of the Matamek River, (Québec), by fishes. J. Fish. Res. Board Can. 30: 1586-1589.

Raddum, G.G., 1979. Virkninger av lav pH pa insektlarver. Internal. Report 45/79, SNSF Project, Oslo-Ås, Norway.

Raddum, G.G., 1980. Comparison of benthic invertebrates in lakes with different acidity. *In*: D. Drablos and A. Tollan (eds), Ecological impact of acid precipitation. Proc. Int. Conf. Ecol. impact acid precip. Norway (1980), SNSF project.

Raddum, G.G., A. Hobaek, E.R. Lomsland and T. Johnsen, 1980. Phytoplankton and zooplankton in acidified lakes in south Norway. pp. 332-333. *In*: D. Drablos and A. Tollan (eds), Proc. Int. Conf. Ecol. Impact Acid Precip. Norway (1980), SNSF Project 383 pp.

Raddum, G.G. and O.A. Saether, 1981. Chironomid communities in Norwegian lakes with different degrees of acidification. Verh. Internat. Verein. Limnol. 21: p. 399-405.

Raess, F. and E.J. Maly, 1986. The short-term effect on perch predation on a zooplankton prey community. Hydrobiologia, 140: 155-160.

Reif, C.B. and W. Tappa, 1966. Selective predation smelt and cladocerans in Harveys Lake. Limnol. Oceanogr. 11: 437-438.

Roff, J.C. and R.E. Kwiatkowski, 1977. Zooplankton and zoobenthos communities of selected northern Ontario lakes of different acidities. Can. J. Zool. 55: 899-911.

Ruttner, F., 1952. Fundamentals of Limnolgy. Univ. of Toronto Press, Toronto, 295 p.

Scheider, W.A., J. Adamski and M. Paylor. 1975. Reclamation of acidific lakes near Sudbury, Ontario. Ontario Ministry of the Environment, Rexdale, Ontario, Canada.

Schindler. D.W. and G.W. Comita, 1972. The dependance of primary production upon physical and chemical factors in a small, senescing lake, including the effets of complete winter oxygen depletion. Archive for Hydrobiology 69: 413-451. BMES.

Scott, M.A. and W.E. Murdoch, 1983. Selective predation by the backswimmer *Notonecta*. Limnol. Oceanogr. 28: 352-366.

Scruton, D.A., 1983. A survey of headwater lakes in insular Newfoundland, with special reference to acid precipitation. Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci. No. 1195. 110 p.

Shearer, J.A. and E.R. DeBruyn, 1986. Phytoplankton productivity responses to direct addition of sulfuric and nitric acids to the waters of a double-basin lake. Water Air Soil Pollut., 30: 695-702.

Singer, R., ed, 1981a. Effects of acidic precipitation on benthos. Proc. of a regional symposium on benthic biology. North American Benthological Society, Hamilton, N.Y. 154 p.

Singer, R., 1981b. Effects on acid precipitation on benthic organisms. pp. 329-363. *In*: Proceedings for the effects of acid precipitation on ecological systems. Institute of Water Research, Michigan State University, East Lansing, Michigan.

Sprules, W.G., 1972. Effects of size-selective predation and food competition on high altitude zooplankton communities. Ecology 53: 375-386.

Sprules, W.G., 1974. The adoptive significance of paedogenesis in North American species of Ambystoma (Amphibia: caudata): an hypothesis. Can. J. Zool. 52: 393-400.

Sprules, W.G., 1975a. Midsummer crustacean zooplankton communities in acid-stressed lakes. J. Fish. Res. Board Can. 32: 389-395.

Sprules, W.G., 1975b. Factors affecting the structure of limnetic crustacean zooplankton communities in central Ontario lakes. Verh. Internat. Verein. Limnol. 19: 635-643.

Sprules, W.G., 1980. Zoogeographic patterns in the size structure of zooplankton communities with possible applications to lake ecosystems modeling management. pp. 642-656. *In:* W.C. Kerfoot (ed), Evolution and ecology of zooplankton communities. Special Symposium Vol. 3. Amer. Soc. Limnol. Oceanogr. Univ. Press of New England, Hanover, 793 p.

Stenson, J.A.E., 1974a. On predation and *Holopedium gibberum* (Zaddach) distribution. Limnol. Oceanogr. 18: 1005-1010.

Stenson, J.A.E., 1974b. Significance of predator influence on composition of *Bosmina* spp. populations. Limnol. Oceanogr. 21: 814-822.

Stickney, F., 1922. The relation of the Nymphs of a dragonfly (*Libellula pulchella* Drury) to acid and temperature. Ecology 3: 250-254.

Stokes, P..M., 1986. Ecological effects of acidification on primary producers in aquatic systems. Water Air Soil Pollut., 30: 421-438.

Thorp, J.H. and E.A. Bergey, 1981. Field experiments on responses of a freshwater benthic macroinvertebrate community to vertebrate predators. Ecolology 61: 365-375.

Tonn, W.M. and J.J. Magnuson, 1982. Patterns in the species composition and richness of fish assemblages in northern Wisconsin lakes. Ecology 63: 1149-1166.

United States-Canada, 1981. Memorandum of intent on transboundary air pollution. Interim Report, February 1981. US/Canada Work Group.

Uutala, A.J., 1981. Composition and secondary production of the chironomid (diptera) communities in two lakes in the Adirondack Mountain Region, New York. pp. 139-154. *In:* R. Singer, (ed), Effects of acidic precipitation on benthos. Proceedings of a regional symposium on benthic biology, North American Benthological Society, Hamilton, New York.

Van Densen, W.L.T. and J. Vijverberg, 1982. The relations between of fish density, zooplankton size and the vulnerability of pike perch (*Stizostedion lucioperca*), to angling in the Frisian lakes. Hydrobiologia, 95: 321-336.

Vangenechten, J.H.D. and O.L.S. Vanderborght, 1980. Effect of pH on sodium and chloride balance in an inhabitant of acid freshwater: the waterbug *Corixa punctata* (Illig.) (Insecta, Hemiptera). Proc. Int. Conf. ecol. impact acid precip. Norway (1980), SNSF project.

Vanni, M.J., 1986. Fish predation and zooplankton demography: Indirect effects. Ecology, 67: 337-354.

Von Ende, C.N., 1979. Fish predation, interspecific predation, and the distribution of two *Chaoborus* species. Ecology 60: 119-128.

Von Ende, C.N. and D.O. Dempsey, 1981. Apparent exclusion of the cladoceran *Bosmina longirostris* by invertebrate predator *Chaoborus americanus*. Amer. Midl. Nat., 105: 241-248.

Warner, R.W., 1971. Distribution of biota in a stream polluted by acid mine-drainage. Ohio. J. Sci. 71: 202-215.

Welch, P.S., 1952. Limnology. McGray Hill Book Company Inc. Toronto, 538 p.

Williamson, C.E. and J.J. Gilbert, 1980. Variation among zooplankton predators: the potential of *Asplanchna*, *Mesocyclops* and *Cyclops* to attack, capture, and eat various rotifer prey pp. 509-517. *In*: W.C. Kerfoot (ed). The evolution and ecology of zooplankton communities. Univ. press. of New England. Hanover, New Hamshire. 793 p.

Williamson, C.E. and R.E. Magnien, 1982. Diel vertical migration in *Mesocyclops edax*: implications for predation rate estimates. J. Plank. Res. 4: 329-339.

Wiederholm, T. and L. Eriksson, 1977. Benthos of an acid lake. Oikos 29: 261-267.

Wright, R.F., T. Dale, E.T. Gjessing, G.R. Hendrey, A. Henriksen, M. Johannessen and I.P. Muniz, 1975. Impacts of acid precipitation of freshwater ecosystems in Norway. Water Air and Soil Poll. 6: 483-499.

Wright, R. 1976. Acid precipitation and its effects on freswater ecosystems and annotated bibliography. Prac. 1st Internat. Symp. on Acid Precipitation and the Forest Ecosystem. USDA Forest Serv. Tech. Report NE-23: 619-765.

Wright, D.I. and W.J. O'Brien, 1984. Model analysis of the feeding ecology of a freswater planktivorous fish. pp. 243-267. In: D.G. Meyers and J.R. Rudi (ed), Trophic interactions within aquatic ecosystems. AAAS Symposium. Westview Press Inc., Boulder, Colorado, 472 p.

Yan, N.D. and P. Stokes, 1978. Phytoplankton of an acidic lake, and its responses to experimental alterations of pH. Environ. Conservation 5: 93-100.

Yan, N.D., 1979. Phytoplankton community of an acidified heavy metal contaminated lake near Sudbury, (Ontario)., 1973-1977. Water, Air and Soil Pollution 11: 43-55.

Yan, N.D. and R. Strus, 1980. Crustacean zooplankton communities of acidic, metal-contaminated lakes near Sudbury, (Ontario). J. Fish. Aquat. Sci. 37: 2282-2293.

Yan, N.D., C.J. Lafrance and G.G. Hitchin, 1982. Planktonic fluctuation in a fertilized, acidic lake: the role of invertebrate predators. In: R.E. Johnson (ed), Proceedings for an International Symposium on Acid Precipitation and Fishery Impacts in Northeastern North America. American Fisheries Society, Bethesda, 357 p.

Zaret, T.M., 1980. Predation and freswater communities. Yale Univ. Press, New Haven, 187 p.

Ziebell, C.D., J.C. Tash and R.L. Barefield, 1986. Impact threadfin shad on macro-crustacean zooplankton in two Arizona lakes. J. freshw. Ecol., 3: 399-406.